

TESIS DE DOCTORADO EN FÍSICA

**DINÁMICA DE MOVIMIENTO ANIMAL Y
DISPERSIÓN DE SEMILLAS: MODELOS TEÓRICOS
Y EXPERIMENTOS**

Lic. Laila Daniela Kazimierski
Doctoranda

Dr. Guillermo Abramson
Director

Miembros del Jurado
Dr. Damián H. Zanette
Dr. Pablo M. Gleiser
Dr. Luis G. Morelli

División Física Estadística e Interdisciplinaria
Centro Atómico Bariloche

Instituto Balseiro
Universidad Nacional de Cuyo
Comisión Nacional de Energía Atómica
Argentina

A mi familia

Contenido

| | |
|--|------------|
| Contenido | v |
| Lista de figuras | vii |
| 1 Introducción | 1 |
| 1.1 Contexto general: cómo abordamos el estudio de un sistema complejo . | 1 |
| 1.2 Contexto biológico: sistema de estudio | 3 |
| 1.3 Trabajos teóricos previos | 5 |
| 1.4 Nuestro trabajo | 9 |
| 2 Modelos de movimiento animal | 11 |
| 2.1 Modelo con memoria | 12 |
| 2.1.1 Definición del modelo | 12 |
| 2.1.2 Resultados | 14 |
| 2.1.3 Discusión | 20 |
| 2.2 Modelo de estrategias de bocado | 21 |
| 2.2.1 Definición del modelo | 21 |
| 2.2.2 Resultados | 22 |
| 2.2.3 Discusión | 29 |
| 3 Modelo de dispersión de semillas | 31 |
| 3.1 Definición del modelo | 33 |
| 3.2 Método de Laplace | 35 |
| 3.3 Método de iteración | 39 |
| 3.4 Simulaciones del modelo de dispersión de semillas | 41 |
| 3.4.1 Simulación en 1D | 41 |
| 3.4.2 Simulación en 2D | 44 |
| 3.5 Discusión | 47 |
| 4 Desarrollo de un sistema de monitoreo del movimiento animal | 49 |
| 4.1 Motivación | 49 |
| 4.2 Medición de potencia | 51 |

| | | |
|----------|---|------------|
| 4.2.1 | Equipamiento y metodología | 52 |
| 4.2.2 | Ensayo en el bosque | 54 |
| 4.2.3 | Resultados preliminares y consideraciones finales | 60 |
| 4.2.4 | Diseño y construcción de antenas omnidireccionales con polarización circular (antenas <i>Cloverleaf</i>) | 64 |
| 4.2.5 | Perspectivas y posibles aplicaciones | 66 |
| 4.3 | Medición de diferencia de fase | 68 |
| 4.3.1 | Equipamiento y metodología | 69 |
| 4.3.2 | Estimación de la diferencia de fase | 74 |
| 4.3.3 | Algoritmo de procesamiento | 75 |
| 4.3.4 | Resultados preliminares y consideraciones finales | 76 |
| 5 | Discusión y conclusiones generales | 81 |
| 6 | Apéndice A | 89 |
| 7 | Apéndice B | 93 |
| | Bibliografía | 97 |
| | Publicaciones asociadas | 111 |
| | Agradecimientos | 113 |

Lista de figuras

| | | |
|------|---|----|
| 2.1 | MSD | 15 |
| 2.2 | Ciclos en función de parámetros ρ y τ | 16 |
| 2.3 | Longitud media de ciclos | 16 |
| 2.4 | Coefficiente de difusión | 17 |
| 2.5 | Longitud media del régimen transitorio | 18 |
| 2.6 | Longitud media del transitorio en función de τ | 18 |
| 2.7 | Período en función del tiempo de relajación | 22 |
| 2.8 | Fracción promedio de sitios visitados en función del tiempo de relajación | 23 |
| 2.9 | Promedio de subciclos | 24 |
| 2.10 | Caminatas con subciclos | 25 |
| 2.11 | Promedio de la longitud del régimen transitorio | 26 |
| 2.12 | Energía | 27 |
| 2.13 | Atractores | 29 |
| 3.1 | Esquema del modelo de dispersión de semillas. | 33 |
| 3.2 | Velocidad vs. retardo - Método de Laplace | 39 |
| 3.3 | Velocidad vs. retardo - Método de iteración | 41 |
| 3.4 | Avance del frente de onda para distintos valores temporales en 1D . . . | 43 |
| 3.5 | Velocidad del frente de onda para distintos valores del retardo en 1D . | 43 |
| 3.6 | Relación entre velocidad y el retardo en 2D | 44 |
| 3.7 | Relación entre la velocidad de ocupación y el retardo | 45 |
| 3.8 | Diagrama de fase para el retardo fijo en 5 | 46 |
| 3.9 | Diagrama de fase para el retardo fijo en 10 | 46 |
| 3.10 | Velocidad del frente de onda con uno y dos retardos | 47 |
| 4.1 | Antena omnidireccional | 52 |
| 4.2 | Antena ubicada en la estación de recepción | 53 |
| 4.3 | Receptor RTL-SDR | 53 |
| 4.4 | Transmisor colocado en el animal | 53 |
| 4.5 | Captura de pulsos del transmisor | 54 |
| 4.6 | Trampa para capturar un ejemplar de <i>D. gliroides</i> | 55 |

| | | |
|------|--|----|
| 4.7 | Ejemplar del marsupial <i>D. gliroides</i> | 55 |
| 4.8 | Colocación del transmisor con pegamento | 56 |
| 4.9 | Grilla en el bosque - <i>Google Earth</i> | 56 |
| 4.10 | Grilla en el bosque | 56 |
| 4.11 | Calibración potencia en función de la distancia | 58 |
| 4.12 | Calibración potencia para diferentes días | 58 |
| 4.13 | Señal original y filtrada | 59 |
| 4.14 | Esquema de trilateración | 61 |
| 4.15 | Detección de pulsos transmitidos | 61 |
| 4.16 | Detalle de un pico detectado | 62 |
| 4.17 | Trayectoria 1 (27 minutos) | 63 |
| 4.18 | Trayectoria 2 (primera parte - 15 minutos) | 63 |
| 4.19 | Trayectoria 3 (segunda parte - 15 minutos) | 64 |
| 4.20 | Prototipo de antena omnidireccional con polarización circular | 65 |
| 4.21 | Armado de antena omnidireccional con polarización circular | 65 |
| 4.22 | Antena omnidireccional con polarización circular | 66 |
| 4.23 | Patrón de radiación simulado | 67 |
| 4.24 | Relación axial simulada | 67 |
| 4.25 | Radiación horizontal de la antena prototipo | 68 |
| 4.26 | Disposición del equipamiento | 69 |
| 4.27 | Amplificador de señal | 70 |
| 4.28 | Esquema diferencia de fase | 71 |
| 4.29 | Par de receptores acoplados | 71 |
| 4.30 | Antena de referencia | 72 |
| 4.31 | Oscilador | 73 |
| 4.32 | Retardo del pulso del oscilador recibido por los receptores | 73 |
| 4.33 | Captura con el <i>software</i> SDR# | 75 |
| 4.34 | Esquema de triangulación | 76 |
| 4.35 | Pulsos del transmisor y del oscilador filtrados | 76 |
| 4.36 | Diferencias de fase de pulsos del transmisor y del oscilador | 77 |
| 4.37 | Diferencia de fase medido y simulado en función del ángulo de arribo | 78 |
| 4.38 | Diferencia entre el ángulo medido y simulado | 78 |
| 4.39 | Regiones visitadas por un individuo <i>D. gliroides</i> | 79 |
| 4.40 | Trayectoria realizada por el individuo en la franja horaria 6 am. | 79 |

Resumen

Esta tesis se enmarca en el análisis de las propiedades colectivas emergentes en sistemas complejos. Dentro de este marco general, focalizamos nuestro trabajo en el estudio de sistemas formados por unidades dinámicas en un contexto interdisciplinario con la Biología. En particular, inspirados en el movimiento que realiza un animal forrajero en un sustrato del cual se alimenta, trabajamos en la caracterización de sistemas ecológicos que involucran el desplazamiento animal en un hábitat heterogéneo en situaciones en que las poblaciones y el hábitat se acoplan y configuran mutuamente.

Por un lado, desarrollamos modelos teóricos de movimiento con foco en los comportamientos que surgen de decisiones y estrategias individuales. En particular, desarrollamos un modelo basado en el movimiento que realiza un caminante con memoria en un sustrato del cual obtiene su alimento. Encontramos que las caminatas resultantes se distinguen de caminatas aleatorias en la medida que el caminante use eficientemente esta memoria. Además, desarrollamos un modelo basado en estrategias de uso del recurso: la cantidad de alimento que ingiere en los sitios que visita define su estrategia y determina el tipo de caminata resultante.

Por otro lado, desarrollamos un modelo teórico de movimiento con foco en el proceso de dispersión de semillas mediado por animales. Para modelar la dinámica de las semillas utilizamos un sistema de ecuaciones diferenciales acopladas con retardo. Usamos diferentes métodos para aproximar la solución, mediante los cuales propusimos que la vegetación avanza como un frente de onda y logramos caracterizar cómo depende la velocidad de ese avance con el retardo entre la ingesta de semillas por animales y su deposición en un nuevo sitio. Desarrollamos, además, un modelo simulado que valida este comportamiento en 1D y lo extiende a 2D.

Por último, en esta tesis trabajamos en el desarrollo de un sistema de monitoreo de movimiento animal usando técnicas de radiotelemetría. El objetivo fue diseñar, desarrollar, caracterizar y utilizar este sistema para rastrear los movimientos de la especie animal que inspiró nuestro trabajo: el marsupial monito del monte (*Dromiciops gliroides*). Esta etapa experimental se realizó de manera interdisciplinaria en un grupo formado por biólogos, físicos e ingenieros en electrónica.

Abstract

This thesis is part of the analysis of collective properties emerging in complex systems. Within this general framework, we focus our work on the study of systems formed by dynamic units in an interdisciplinary context with Biology. In particular, in the characterization of ecological systems that involve animal movement in a heterogeneous habitat in situations in which populations and the habitat are coupled and configured mutually, inspired by the movement that makes a forage animal on a substrate from which it feeds.

Firstly, we develop theoretical models of movement with focus on the behaviors that emerge from individual decisions and strategies. In particular, we developed a model based on the movement made by a walker with memory in a substrate from which they obtain their food. We find that the resulting walks are distinguished from random walks as long as the walker uses that memory efficiently. We also developed a model based on resource use strategies: the amount of food the animal eats at the sites it visits defines its strategy and determines the type of the resulting walk.

Secondly, we developed a theoretical model of movement with focus on the seed dispersal process mediated by animals. To model the dynamics of the seeds we write a system of differential equations coupled with delay. We used different methods to approximate the solution, through which we proposed that the vegetation advances as a wave front and we managed to characterize how the velocity of that advance depends on the delay between the ingestion of seeds by animals and their deposition in a new site. We also developed a simulated model that validates this behavior in 1D and extends it to 2D.

Finally, we worked on the development of an animal movement monitoring system using radiotelemetry techniques. The objective was to design, develop, characterize and use this system to track the movements of the animal that inspired our work: the marsupial monito del monte (*Dromiciops gliroides*). This experimental stage was carried out in an interdisciplinary way in a group formed by biologists, physicists and electrical engineers.

1

Introducción

Lo importante es no dejar de cuestionar. La curiosidad tiene su propia razón de ser. Uno no puede dejar de estar asombrado cuando contempla los misterios de la eternidad, de la vida, de la maravillosa estructura de la realidad. Es suficiente si uno trata simplemente de comprender un poco de este misterio cada día.

– A. Einstein

1.1 Contexto general: cómo abordamos el estudio de un sistema complejo

Los sistemas complejos, entendidos como aquellos en los cuales las poblaciones de numerosas unidades dinámicas interactuantes muestran un comportamiento colectivo peculiar, abarcan una amplia fenomenología interdisciplinaria. Las poblaciones biológicas, caracterizadas por la complejidad tanto de su dinámica individual como de sus interacciones, son paradigmáticas en este contexto. Las herramientas desarrolladas por la física teórica para el estudio de sistemas físicos o físico-químicos alejados del equilibrio demostraron un inmenso potencial y aplicabilidad en el análisis de estos sistemas. Esta tesis se enmarca en el área de sistemas complejos, particularmente en la línea de trabajo de movimiento animal. Este tipo de estudio interdisciplinario entre la física, la matemática y la biología representa una tendencia creciente, y demostró despertar un interés real entre los especialistas de cada disciplina.

Existen dos maneras complementarias de aproximarse a la dinámica de los sistemas complejos. Por un lado existen modelos de tipo campo medio, tradicionales en diversas áreas de la dinámica de poblaciones y, por otro lado, existen los modelos basados en la dinámica individual, generalmente analizados mediante técnicas computacionales. Los modelos de campo medio se basan en aproximar los efectos producidos por los vecinos

de una unidad dinámica (una partícula, un individuo, etc.) como proporcionales a su densidad, promediada en alguna región extensa. Los resultados obtenidos suelen ser representativos de la fenomenología a una escala macroscópica. Sin embargo, el apartamiento respecto de los comportamientos predichos por estos modelos indica la necesidad de explicaciones teóricas más sofisticadas. Varias causas confluyen en el origen de estas discrepancias. Entre ellas encontramos: la existencia de estructuras espaciales no aleatorias, la estructuración de las poblaciones en redes de interacción no triviales, el carácter discreto de las poblaciones y el íntinsecamente aleatorio de los procesos subyacentes de la dinámica. Las técnicas matemáticas con origen en la física estadística son capaces de proveer aproximaciones de estos fenómenos. Tal es el caso de los sistemas de reacción-difusión [1], de las aproximaciones de pares y de la dinámica de correlaciones [2], y de la teoría de redes complejas [3]. Estas técnicas ya han contribuido significativamente al estudio de problemas ecológicos, entre otros, y tienen aún mucho que ofrecer en los casos que las simulaciones numéricas dejan irresueltos [4]. Los modelos de dinámica individual, por su parte, proveen una buena indicación respecto de cuáles son tales apartamientos.

Al proveer un marco teórico de estos fenómenos, debe considerarse no solo la estructura espacial sino la de las interacciones entre los individuos que conforman una población. Estas interacciones suelen exhibir una topología intermedia entre el orden estricto y el desorden total, manifestada en fuertes correlaciones en vecindarios pequeños y desorden a gran escala. La teoría de las redes complejas ganó impulso recientemente en el ámbito de la física. Resultan particularmente adecuadas para modelar fenómenos complejos en biología tales como la propagación de epidemias y el estudio de estrategias de forrajeo. El estudio matemático de estas redes comenzó con las llamadas redes *small-world* [5] y con las redes libres de escala [6], de relevancia en diversos sistemas naturales y artificiales. El estudio de fenómenos dinámicos sobre sustratos conformados por redes *small-world* es más reciente aún, y existen trabajos que, con herramientas de la Física Estadística, buscan describir fenómenos como emergencia de cooperación [7], dinámica epidémica [8], y almacenamiento de memoria en redes neuronales [9].

Esta tesis abarcó el desarrollo de modelos matemáticos enmarcados en el análisis de propiedades colectivas que surgen de la interacción entre los individuos y el medio heterogéneo en el cual se desplazan y alimentan, y de los intereses individuales, que juegan un rol decisivo en la dinámica colectiva emergente. El desarrollo de estos modelos surge de la motivación de querer conocer más y describir mejor los sistemas ecológicos de interés. En el caso de esta tesis, el sistema que nos interesa describir es el que forman el marsupial monito de monte (*Dromiciops gliroides*, Microbiotheriidae) y la planta hemiparásita quintral (*Tristerix corymbosus*, Loranthaceae).

1.2 Contexto biológico: sistema de estudio

D. gliroides es un marsupial endémico del Bosque Templado Austral que se encuentra entre los 36°S y los 43°S, estando presente tanto en Chile como en Argentina [10]. Este marsupial es el único representante vivo del orden Microbiotheria. Es un animal nocturno, su peso promedio es 30 gramos y vive en bosques de densa vegetación [11]. Su rol en estos bosques es clave dado que es capaz de determinar la distribución espacial de al menos 16 especies de plantas, incluyendo el muérdago (*T. corymbosus*) [11], con el cual mantiene una relación mutualista: el animal se beneficia alimentándose de la pulpa que contiene el fruto y, la planta, se beneficia por el traslado de sus semillas a nuevos sitios en los que puede establecerse. En particular, los frutos de *T. corymbosus* son la principal fuente de alimento de *D. gliroides*, y las semillas de sus frutos son dispersadas casi exclusivamente por este marsupial dentro del bosque.

T. corymbosus, por su parte, pertenece a la familia Loranthaceae. El género *Tristerix* contiene 11 especies que se distribuyen desde Colombia hasta Chile y Argentina a lo largo de la Cordillera de los Andes [12]. *T. corymbosus* es una planta hemiparásita arbustiva que parasita a varias especies nativas como *Aristotelia chilensis* - Elaeocarpaceae y *Azara microphylla* - Salicaceae, entre otras.

La mayor parte de las especies animales son capaces de ejecutar complejos patrones de movimiento que, generalmente, dependen del medio ambiente, del estado interno de los animales, y de las interacciones entre individuos, ya sea conespecíficos o de otras especies [13–16]. La complejidad de estos movimientos se manifiesta en las trayectorias espaciales de los individuos. En el caso de especies forrajeras o recolectoras, estas trayectorias dependen fuertemente del sustrato vegetal que ocupa el hábitat de los animales y que condiciona sus desplazamientos. Por otro lado, la dinámica de la población vegetal es fuertemente dependiente de la polinización y de la dispersión de semillas y, de esta manera, resulta acoplada de manera mutualista (o, en ocasiones, oportunista) a la de los animales que generalmente participan de estas tareas [17, 18]. Es así que las dinámicas poblacionales acopladas requieren su estudio simultáneo para proveer un marco unificado y un sustento teórico a las observaciones de campo de estos sistemas [19].

El proceso de dispersión en el que los animales trasladan las semillas de las plantas dentro de su tracto digestivo se conoce como endozoocoria. La dispersión de semillas en plantas, así como de otros organismos sésiles, ocurre principalmente mediante el transporte a través de vectores (como animales, viento y agua) que llevan las semillas lejos de la planta madre [20] y, durante millones de años, las características de los frutos (tamaño, forma, color, contenido de la pulpa y semillas) han sido sometidas a presiones selectivas ejercidas por frugívoros [21]. Los frugívoros pueden mostrar preferencia por rasgos de las frutas tales como tamaño, forma y composición química, entre otros. A

su vez, presentan una morfología y fisiología específica del tracto digestivo que afectan la probabilidad de supervivencia de las semillas ingeridas [22].

La dispersión de semillas es uno de los procesos que ocurren en el ciclo reproductivo de las plantas. En el ciclo, las plántulas se establecen y se agrupan o no, afectando la disponibilidad de frutos y semillas de la generación siguiente [23, 24]. Existen al menos dos factores importantes en el éxito reproductivo de una planta antes de la remoción de frutos por animales: la polinización efectiva y el desarrollo del fruto [25]. Sin embargo, si bien una planta puede tener un buen servicio de polinización y una gran tasa de desarrollo de frutos, los esfuerzos en las etapas pre-remoción se verán opacados si las semillas no logran ser dispersadas [23–27]. El proceso de dispersión involucra dos pasos fundamentales: remover los frutos de la planta materna y depositar las semillas en un sitio diferente. El movimiento de los animales dispersores es clave en este sentido. Los animales interactúan con el paisaje por medio de su comportamiento y esta interacción se refleja en sus patrones de movimiento [14, 28, 29].

En particular, la dispersión de *T. corymbosus* varía de dispersor según el bioma y la coloración del fruto. En el matorral chileno los frutos son amarillos, lo cual es llamativo para las aves, y la dispersión de sus semillas es realizada por tres especies de aves distintas [30]. En el Bosque Templado Austral, sin embargo, sus frutos tienen una coloración verde al madurar que no es llamativo para las aves y, por lo tanto, las semillas son dispersadas casi exclusivamente por *D. gliroides* [30]. En este bosque existe una gran cantidad de plantas que son dispersadas por vertebrados, lo cual está asociado al ensamble extremadamente pobre de animales mutualistas [31]. La dispersión de semillas proporciona una vía de escape a la competencia entre plántulas, facilita la colonización de sitios vacantes, contribuye a mantener la diversidad genética y permite la adaptación de las plantas a ambientes cambiantes [32]. En particular, *D. gliroides* ingiere los frutos y luego deposita las semillas. La posibilidad de germinar de una semilla que no pasó por el tracto digestivo de *D. gliroides* es baja, tal como su posibilidad de infectar al hospedador adecuado con su consecuente establecimiento [11, 21, 22]. Si la dispersión ocurre de manera efectiva, la germinación se produce a los pocos días. Por el contrario, la posibilidad de establecimiento de una semilla de *T. corymbosus* que no fue dispersada y que cae al suelo es nula [33].

Este sistema mutualista desencadena otros procesos relevantes en el Bosque Templado Austral. La floración de *T. corymbosus* se extiende desde marzo hasta noviembre, siendo la única planta en floración durante los meses de invierno en este bosque [34]. Durante el invierno, el néctar de las flores de *T. corymbosus* es la única fuente de alimento para el picaflor rubí (*Sephanoides sephanioides*, Trochilidae), y este picaflor, a su vez, es responsable de la polinización del 20% de los géneros de la flora leñosa del bosque [35]. En consecuencia, *T. corymbosus* representa una especie clave en el mantenimiento de las poblaciones del picaflor e, indirectamente, de una fracción importante

de la biodiversidad vegetal de esta región. A su vez, *D. gliroides* actúa como dispersor de semillas de numerosas especies de plantas con frutos carnosos dentro del Bosque Templado Austral [36]. Esto hace que este animal sea esencial para la conservación de la biodiversidad de los bosques de la Patagonia [37].

Por estos motivos, *D. gliroides* desempeña un papel ecológico clave para la conservación de los bosques templados de la Patagonia y es considerado un “arquitecto ecológico” [35, 38]. Conocer entonces qué hábitats selecciona y cómo se mueve *D. gliroides* es crítico: su comportamiento afecta la dinámica poblacional de las plantas al proveer los servicios de dispersión de semillas [39, 40] determinando en gran medida la estructura espacial de las futuras generaciones de plantas, al tiempo que esta distribución afectará los movimientos de los animales que se alimentan de sus frutos. Sin embargo, poco se sabe sobre el movimiento de este animal. Incluso ha sido clasificado como “casi amenazado” por la *International Union for Conservation of Nature and Natural Resources* (IUCN 2017, <https://www.iucnredlist.org/species/6834/22180239>), como “vulnerable” en Argentina [41] y como “especie insuficientemente conocida” en la resolución 1030/04 (2005) de la Secretaría de Medio Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación, al igual que en Chile, donde tiene el mismo *status* de conservación [38].

Motivados por este sistema ecológico, nos proponemos caracterizar geométrica y dinámicamente sistemas que, como este, involucran el desplazamiento animal en un hábitat heterogéneo, en situaciones en que las poblaciones y el hábitat se acoplan y configuran mutuamente. Se trata de sistemas especialmente adecuados para su descripción mediante las herramientas matemáticas de la Física Estadística, tales como las caminatas al azar auto-modificadas y su análisis mediante métodos computacionales y analíticos (sistemas de reacción-difusión, ecuación maestra, análisis de fluctuaciones, teoría de redes complejas, etc.). Estos sistemas comprenden numerosas instancias del mundo natural, siendo de particular relevancia las especies que coexisten en interacción mutualista como es el caso de *D. gliroides* y *T. corymbosus*.

1.3 Trabajos teóricos previos

El movimiento que realizan los animales en busca de alimento, refugio y otros recursos es tema de gran interés para distintas disciplinas, en la medida que se trata de descubrir cuáles son los mecanismos que dan lugar a ciertos patrones complejos observados. En particular, los físicos encontramos en estas temáticas un campo fructífero para explorar los mecanismos de reacción-difusión [42, 43], para aplicar el formalismo de las ecuaciones diferenciales estocásticas [1, 44, 45] y para realizar simulaciones basadas en caminatas aleatorias [46–49].

Uno de los aspectos clave de los patrones observados surge de la interacción de retroalimentación entre el individuo y el entorno [50]. Estas interacciones pueden

involucrar competencias intraespecíficas e interespecíficas que, junto con la experiencia previa [14, 15] y la búsqueda de recursos, impulsa el desplazamiento de los individuos. En particular, cuando los animales se mueven para recolectar alimentos de parches de recursos renovables, sus trayectorias dependen en gran medida de la disposición espacial de tales parches [51]. Esta observación motivó una gran colección de estudios centrados en encontrar estrategias de búsqueda óptimas bajo diferentes supuestos de percepción y memoria animal [52, 53].

Una pregunta abierta es la del origen de los *home ranges*, un concepto introducido para caracterizar la extensión espacial de los desplazamientos de un animal durante sus actividades [54]. En el estudio del movimiento animal, la respuesta de los individuos en relación a la heterogeneidad del hábitat es uno de los problemas más difíciles e importantes de abordar [55]. Los animales, al moverse, seleccionan entre ambientes posibles. El establecimiento de *home ranges* ocurre cuando los ambientes son usados desproporcionadamente respecto a su disponibilidad [56], e implica la identificación y selección de una condición determinada del espacio, por ejemplo, la presencia de una especie vegetal en particular que provea alimento [57].

Existen varias hipótesis que intentan explicar el hecho de que muchas especies realicen exploraciones acotadas aunque el espacio y los recursos disponibles se extiendan ampliamente en el espacio. Existen trabajos que muestran que este comportamiento emergente puede surgir de causas muy simples [19], pero no todos los modelos de movimiento conducen a la formación de *home ranges* estacionarios [49]. Los *home ranges* surgen, por ejemplo, en difusión sesgada [1], en caminatas auto-atraídas [58], y en modelos con memoria [59]. No obstante, la búsqueda por revelar y caracterizar los mecanismos subyacentes detrás de los patrones emergentes no ha terminado. ¿Cómo surgen como resultado de la interacción entre el comportamiento de un organismo y la estructura espacial del entorno? En este contexto, las caminatas aleatorias o *random walks* han sido objeto de muchos estudios, con una gran colección de aplicaciones y caracterizaciones que incluyen aspectos más allá del simple individuo capaz de dar únicamente pasos de corto alcance no correlacionados.

Solo para enfocarnos en lo que queremos presentar aquí, vamos a restringir los ejemplos a caminatas en sitios discretos en las que el caminante puede recopilar información para construir una historia. Uno de esos casos es la *self-avoiding walk*, en la que el caminante construye su trayectoria evitando volver a un sitio ya visitado [60, 61]. Un resultado característico corresponde al caminante que visita un sitio cuyos vecinos ya fueron visitados y bloqueados. El caso inverso ocurre cuando el caminante prefiere los sitios previamente visitados.

Trabajos previos han demostrado que la introducción de correlaciones de largo alcance en una caminata aleatoria puede conducir a efectos no triviales traducidos en cambios drásticos en el comportamiento asintótico. La dinámica difusiva habitual

puede evolucionar hacia sub-difusiva, super-difusiva o persistente. Tales caminatas aleatorias con memoria de largo alcance han sido ampliamente estudiadas en los últimos años [59, 62–65].

Se ha estudiado en distintos trabajos un comportamiento que puede interpretarse como memoria [66–68]. Estos trabajos analizan una *self-attracting walk* en la que el caminante se mueve al sitio más cercano de acuerdo con una probabilidad que aumenta si el sitio ya ha sido visitado. También se ha estudiado una generalización de estos, que incluye una mejora de esta memoria con la frecuencia de visitas, pero también con una degradación con el tiempo [58]. De la interacción entre el animal forrajero y el ambiente en el que desarrolla su vida surgen complejos patrones de movimiento [50]. Con el objetivo de simplificar el modelado, habitualmente se asume que el movimiento de estos individuos es aleatorio; sin embargo esos patrones son más complejos, y su caracterización y dinámica es tema actual de estudio de biólogos, matemáticos y físicos.

Muchos animales se mueven en su hábitat recolectando alimento de parches de recursos renovables como fruta, néctar, polen, hojas, semillas, etc. A menudo estos animales juegan un rol importante mediante interacciones mutualistas en la polinización, dispersión de semillas y distribución de las plantas que proveen su fuente de alimento [17, 18, 69–71]. Por estas razones, sus trayectorias surgen a partir de un entrelazamiento de las reglas de movimiento, la distribución espacial del sustrato [71], y su interacción [19, 72]. Todas ellas son decisivas para la fenomenología emergente y para una completa caracterización de los patrones observados.

La actividad forrajera de animales fue estudiada con foco en encontrar la estrategia óptima bajo diferentes hipótesis de percepción animal y memoria [52, 53, 73]. Hubo (y hay) mucha discusión respecto a los caminos de búsqueda y si las llamadas *Lévy walks* o *Lévy flights* son predominantes en la naturaleza o no [47, 74–77]. Mientras que estos ejemplos focalizan en las habilidades cognitivas de los forrajeros, otros enfoques consideran el estudio de patrones emergentes en el uso del espacio como resultado de las interacciones entre el comportamiento de los animales y la estructura espacial del ambiente; es de particular interés entender cuáles son las características del sistema las que contribuyen a su formación [78].

En un estudio previo al que conforma esta tesis se presentó un modelo en el que dos simples reglas (preferencia de plantas cercanas y ley de relajación del alimento que es consumido), son suficientes para producir *home ranges* [19]. Estos *home ranges* o ciclos aparecen aún en ausencia de memoria del caminante o pese a un costo involucrado en el movimiento. En el formalismo de este trabajo, la memoria es efectivamente almacenada en el paisaje, y se “pierde” gradualmente a medida que la fuente recupera su recurso luego de su consumo. La situación se parece a la del *tourist walk* [79], en la que el caminante tiene una memoria finita y evita el regreso a sitios ya visitados. En este trabajo, por ejemplo, se observa que las estrategias de optimización local pueden ser

más apropiadas para el forrajeo que la minimización de los costos globales.

Dentro de diferentes aspectos asociados a los *home ranges*, se ha estudiado en distintos trabajos cómo la disponibilidad del recurso y la eficiencia en su explotación dan lugar a su establecimiento. En este sentido, la estrategia de cosecha del alimento es crucial dado que una actividad no eficiente puede llevar al agotamiento del alimento disponible. Al mismo tiempo, las propiedades topológicas de la distribución del recurso puede imponer restricciones adicionales a la tasa de ingestión. Cuando el forrajero se mueve sin limitaciones de disponibilidad a lo largo de los parches, la tasa de ingestión está definida por el tamaño de bocado y la tasa a la cual éste puede ser procesado internamente. Pero cuando el tiempo de búsqueda es mayor que el tiempo requerido para comer el alimento adquirido del último bocado, el efecto del paisaje en la dinámica de forrajeo empieza a ser relevante [80]. Consecuentemente, es frecuente incorporar la relación entre el tamaño de bocado y la tasa de ingesta en los modelos de forrajeo diseñados para predecir comportamiento, ingestión y productividad de los animales a lo largo del paisaje [13, 81–83].

En particular, la cantidad de alimento (o tamaño de bocado) que el animal ingiere durante su actividad forrajera está relacionado a las tasas de cosecha porque bocados grandes requieren menos manipulación (tiempo de cosecha) por unidad de alimento ingerido que los bocados pequeños [84]. Cosechar y masticar son actividades competitivas [85–87], si no mutuamente exclusivas [84]. Los animales también son capaces de reconocer el valor energético de cosechar bocados grandes, y seleccionar bocados basados en el *trade-off* entre cosechar rápidamente y digerir rápida y completamente [88]. Como consecuencia de estos mecanismos, hay un compromiso entre el tamaño del bocado y la tasa de cosecha, estando ambos relacionados inversamente, por lo que hay al menos dos interpretaciones de este efecto. Algunos autores consideran que esta relación responde a la necesidad de herbívoros que pastorean de equilibrar bocados pequeños con mayor tasa de cosecha [89–91]. Sin embargo, tamaños grandes de bocados pueden ser masticados más eficientemente que los pequeños [86]. Otros autores atribuyen la relación entre el tamaño de bocado y la tasa de cosecha a las limitaciones anatómicas que pudieran tener los animales y a la competencia entre masticación y recolección [84]. En tal contexto, el tamaño de bocado influencia la tasa de cosecha, afectando el tiempo que el herbívoro pasa forrajeando cada día, y también influencia las decisiones de corto plazo que toman los animales y la correspondiente respuesta de las plantas.

El proceso de dispersión de semillas, como ya dijimos, involucra dos pasos fundamentales: la remoción de los frutos de la planta materna y la deposición de las semillas en un sitio diferente. En este sentido, hasta ahora en esta sección hemos hecho hincapié en el proceso de remoción de los frutos del animal forrajero. En los sistemas mutualistas como el que nos interesa describir, el patrón de dispersión y las activi-

dades de los dispersores están íntimamente relacionados [92, 93] y es posible realizar estudios de su dinámica acoplada. Pese a la importancia del proceso de dispersión de las semillas, hay aún mucha discusión respecto de cómo estas viajan largas distancias conquistando nuevos sitios para su establecimiento [94–96]. Más aún, pese a la importancia de los animales como agentes dispersores, el mecanismo general mediante el cual estos moldean la población de plantas e influyen su organización, todavía carece de sustento teórico [39]. Esto se debe en parte a las dificultades en la recopilación de datos empíricos para vincular el comportamiento del frugívoro con los patrones de dispersión de semillas [24]. Esto subraya la necesidad de desarrollar modelos mecanísticos de remoción de frutos y dispersión de semillas [17, 18, 69, 97–99].

En esta tesis nos propusimos desarrollar modelos teóricos de movimiento con foco en los comportamientos que emergen de decisiones y estrategias individuales (Capítulo 2) y con foco en el proceso de dispersión de semillas mediados por animales (Capítulo 3). Además del enfoque teórico, en esta tesis trabajamos en el diseño, armado, caracterización e implementación de un sistema de rastreo de animales en el bosque para monitorear el movimiento de *D. gliroides* (Capítulo 4). A continuación, presentamos con mayor detalle cada una de estas etapas.

1.4 Nuestro trabajo

Nosotros planteamos modelos teóricos de movimiento basados en distintas reglas: trabajamos con individuos con (y sin) memoria, y con individuos capaces de elegir estrategias de forrajeo. En el modelo presentado en la Sección 2.1 del Capítulo 2, propusimos una caminata aleatoria con memoria específica: el animal se mueve de sitio en sitio (más específicamente, de planta en planta) de cuyos frutos se alimenta [72]. El caminante puede recordar el momento de visita a cada sitio y el paso dado desde ahí. Cuando visita una planta cuya cantidad de alimento (fruto) ya fue recuperada luego de una visita previa, el animal lo considerará un éxito y repetirá el paso que dio cuando estuvo ahí. Por el contrario, si el sitio aún no tiene suficiente alimento (no transcurrió el tiempo requerido), el caminante se mueve a otro sitio dando un paso aleatorio. Además, el caminante puede actualizar su memoria de distintas maneras, asociadas a estrategias que decide tomar: un caminante es considerado *conservador* si mantiene en su memoria el momento en que la visita a un sitio fue exitosa, y el paso que dio en esa ocasión. Un caminante *explorador* actualiza su memoria al tiempo actual y al paso dado. Entre estas dos estrategias hay comportamientos intermedios que fueron estudiados. Mostramos cómo influye en la aparición de *home ranges* la manera en que el caminante utiliza esta memoria.

Interesados en las estrategias que el animal forrajero puede adoptar y basados en el estudio previo anteriormente mencionado [19], en la Sección 2.2 del Capítulo

2 propusimos un modelo en el cual el animal reduce en cierta cantidad el alimento disponible de cada sitio que visita, y ese tamaño de bocado caracteriza su estrategia. Encontramos que no toda estrategia conduce al surgimiento de caminatas con *home range* y estudiamos bajo qué condiciones una caminata puede resultar eficiente en términos de energía del caminante.

En el modelo presentado en el Capítulo 3 focalizamos en el efecto inducido por las características del *delay* entre consumo y deposición de las semillas en la velocidad de dispersión. Incluimos varios aspectos del ciclo de dispersión, en el cual un animal come frutos, se mueve en el espacio siguiendo ciertas reglas y, luego de un tiempo (el *delay*) deposita las semillas en un lugar diferente, donde una nueva planta, con cierta probabilidad, germinará. Estamos interesados en la descripción de las características espacio-temporales de tal dinámica. Nosotros abordamos el problema como un sistema de reacción-difusión, en el cual el consumo de semillas y su deposición posterior luego de haber sido transportada por animales es responsable de esa dispersión. Mostramos, específicamente, cómo la deposición retrasada provista por los animales aumenta la velocidad de propagación del frente de vegetación.

Finalmente, en el Capítulo 4 presentamos un sistema de monitoreo animal que realizamos en colaboración con biólogos de la Universidad Nacional del Comahue y con ingenieros en electrónica del Departamento de Ingeniería en Telecomunicaciones del Centro Atómico Bariloche con el objetivo de rastrear el movimiento de *D. gliroides*. Este sistema utiliza técnicas de radiotelemetría y la implementación de dos metodologías de medición complementarias.

Consideramos que un estudio completo sobre un sistema biológico debe complementar trabajo teórico con técnicas experimentales de obtención de datos. Es de la integración de ambos que podemos aprender más sobre el sistema, y sus abordajes son complementarios, además de necesarios.

2

Modelos de movimiento animal

Con cuatro parámetros te fiteo un elefante, y con cinco le hago mover la trompa.

– J. von Neumann

En este capítulo presentamos dos modelos teóricos de movimiento, enfocados en el movimiento que realizan individuos en un sustrato del cual se alimentan. En uno de ellos analizamos los comportamientos que surgen de simular caminatas de individuos con memoria y, en el otro, con diferentes estrategias de uso del recurso.

En la Sección 2.1 proponemos un modelo de caminata con memoria, fenomenológicamente inspirados en el sistema biológico formado por un forrajero (como *D. gliroides*) que se mueve visitando sitios que representan las plantas de cuyos frutos se alimenta (como *T. corymbosus*). El caminante en este modelo tiene la capacidad de recordar el momento en que visitó cada sitio y el paso dado desde allí. Esta memoria afecta el comportamiento del caminante cada vez que vuelve a un sitio ya visitado modulando la probabilidad de repetir pasos ya dados. Esta probabilidad aumenta con el tiempo transcurrido desde la última visita. Además, proponemos dos estrategias diferentes asociadas al uso de la memoria. Hay, entonces, caminantes *conservadores* y *exploradores*, y consideramos también comportamientos intermedios. La elección de una estrategia por parte del caminante resulta en la aparición de ciclos en las caminatas bajo determinadas condiciones. Este comportamiento observado resulta relevante en tanto que los ciclos en nuestras caminatas simuladas representan los *home ranges*. Bajo ciertas reglas, el caminante puede encontrar un *home range*, realizando una caminata con propiedades distintas a las de una caminata aleatoria. Este modelo, entonces, nos permite encontrar y caracterizar comportamientos que subyacen a la formación de ciclos.

En la Sección 2.2 estudiamos un modelo simple de un animal forrajero que modifica el sustrato en el que se mueve utilizando diferentes estrategias. Este sustrato provee su única fuente de alimento, y el animal toma una porción limitada en cada sitio visitado.

La fuente de alimento (el fruto en cada sitio) recupera su cantidad inicial luego de la visita siguiendo una ley de relajación. Estudiamos diferentes escenarios para analizar la eficiencia de las estrategias adoptadas por el animal, correspondientes a la cantidad de alimento tomado en cada sitio. Observamos la aparición no trivial de un *home range*, el cual es visitado de manera periódica. La longitud del ciclo y la duración del régimen transitorio están afectadas por la cantidad de alimento ingerido (desde ahora, tamaño de bocado). Nuestros resultados muestran que el uso más eficiente del recurso, medido como el balance entre la cosecha y la distancia recorrida, corresponde a forrajeros que toman porciones más grandes pero sin agotar el recurso. También analizamos el uso del espacio determinando el número de atractores de la dinámica, y observamos que dicho número depende del tamaño de bocado y del tiempo de recuperación de la fuente de alimento.

2.1 Modelo con memoria

Proponemos una caminata aleatoria con una memoria específica que induce correlaciones locales en tiempos prolongados. El fundamento de este modelo es imitar el movimiento de un animal forrajero, por ejemplo, un frugívoro, el cual se mueve de una planta a otra para alimentarse. Mostramos que la aparición de caminatas cíclicas, que pueden asociarse con los *home ranges*, puede promoverse mediante capacidades muy rudimentarias del individuo junto con una dinámica natural del entorno.

2.1.1 Definición del modelo

Consideremos un caminante moviéndose en un sustrato del cual se alimenta. Este sustrato consiste en una red cuadrada de puntos, los cuales representan las plantas, de cuyos frutos se alimenta el caminante. Consideremos que el caminante se alimenta en cada sitio de todo el fruto disponible de la planta visitada y se va a otro sitio.

Este caminante tiene memoria ilimitada, permitiéndole recordar el momento de visita a cada sitio y el paso dado desde ese sitio. Si el caminante visita una planta ya recuperada (su fruto volvió a crecer), el animal va a considerar dicho paso como un éxito y va a repetir el paso dado desde ahí, “recordando” su visita previa. Por el contrario, si el caminante vuelve a un sitio ya visitado antes de que el fruto haya vuelto a crecer, el caminante dará un paso aleatorio. Esta memoria no está necesariamente asociada a una habilidad extraordinaria del forrajero. La información está guardada en el ambiente: en el estado de cada planta, su proximidad y la cantidad de fruto que contiene. Entonces, el recuerdo de haber visitado un sitio una vez, no necesita ser guardado en la memoria del animal sino en la topología del ambiente. Anticipamos que cuando un *home range* aparece, el caminante efectivamente usa una cantidad limitada

de memoria.

Además de esto, imaginemos dos posibles estrategias para actualizar la memoria del caminante: un caminante *conservador* guardará en la memoria el momento en el cual la visita al sitio fue exitosa, y recordará el paso que dio en esa ocasión. El caminante *explorador*, sin embargo, actualizará su memoria al tiempo actual y el paso aleatorio dado. Definimos el parámetro ρ asociado al comportamiento del caminante: $\rho = 1$ corresponde al comportamiento *explorador* y, $\rho = 0$, al *conservador*. Entre estas dos estrategias existen comportamientos intermedios que también fueron estudiados.

Por otra parte, el sustrato está modelado como una red cuadrada de puntos, los cuales representan las plantas visitadas por los caminantes. Cada planta contiene cierta cantidad de alimento, la cual es ingerida en su totalidad si el sitio es visitado. Las reglas de la caminata se pueden resumir así:

- Cuando se visita un nuevo sitio, se realiza un paso aleatorio en alguna de las cuatro direcciones. Se guarda en la memoria del caminante el tiempo de visita t_v y el paso dado desde ahí.
- Cuando se regresa a tiempo t a un sitio previamente visitado en un tiempo t_v :
 - Con probabilidad $p_r(t - t_v)$ se repite el paso guardado en la memoria. Se actualiza el tiempo de visita en la memoria.
O:
 - Con probabilidad $1 - p_r(t - t_v)$ se realiza un paso aleatorio y:
 - * Con probabilidad ρ , se actualiza en la memoria el tiempo de visita y el paso dado.
O:
 - * Con probabilidad $1 - \rho$, la memoria no se actualiza.

La distribución de probabilidad de repetir el paso dado en la visita previa es usada para modelar la reposición de la fruta en la planta. Por ejemplo, puede ser una función de Heaviside $p_r(t - t_v) = \theta(t - t_v - \tau)$, donde τ es el parámetro que representa el tiempo de recuperación de las plantas, es decir, el tiempo que tarda en volver a crecer el fruto. Es equivalente a la memoria del *elephant walk* [59], pero usada en una forma diferente. Contrariamente a la memoria usual que hace que la probabilidad de revisita a un sitio decaiga con el tiempo, acá consideramos una probabilidad de revisita que aumenta con el tiempo transcurrido. El animal siempre repite su paso cuando retorna a un sitio visitado luego de τ pasos, y siempre realiza un paso aleatorio cuando retorna antes de transcurrido ese tiempo. Podemos relajar esta condición estricta modelando p_r con una función escalón suavizada. En los resultados que mostramos, utilizamos únicamente la distribución de Heaviside, dado que no encontramos diferencias significativas usando una distribución suave.

Por otro lado, ρ es la probabilidad de que el caminante actualice la información almacenada en su memoria respecto al tiempo de visita a un sitio y el paso dado desde ahí. Las caminatas, entonces, están caracterizadas por dos parámetros: τ y ρ .

Nuestros resultados muestran caminatas en las que surgen circuitos cerrados bajo ciertas condiciones. Estos circuitos cerrados representan en nuestro modelo los *home ranges*, dado que el caminante se queda confinado en una región del espacio y deja de hacer uso de todos los sitios disponibles. Caracterizamos la longitud del régimen transitorio y del estacionario (el ciclo) y, más interesante aún, estudiamos cómo dependen estas propiedades de las estrategias adoptadas por los distintos caminantes. Esto nos permitió, bajo ciertos criterios, determinar cuáles son las estrategias más eficientes.

La aparición de los ciclos se refleja en el hecho de que, durante las etapas iniciales, el desplazamiento cuadrático medio exhibe un comportamiento difusivo mientras que, a tiempos largos, alcanza un *plateau*. Ese comportamiento ya fue reportado en trabajos previos en los cuales, gracias al acoplamiento entre la partícula y su ambiente, las caminatas resultan acotadas [62, 63].

2.1.2 Resultados

Los resultados presentados corresponden a valores medios de 10^3 - 10^4 realizaciones, en una red suficientemente grande para evitar que el caminante alcance los bordes. Las simulaciones fueron realizadas para 10^5 y 10^6 pasos temporales, sin diferencias significativas entre ellas.

Una de las características más reveladoras de las caminatas (ya sea esta aleatoria, *self-avoiding* o *self-attracting*, por ejemplo) es su desplazamiento cuadrático medio (o MSD, *mean square displacement*) medido desde el sitio inicial de la caminata. La Figura 2.1 muestra el valor del MSD en función del tiempo para un rango de valores de ρ de 0 a 1, y para $\tau = 20$.

Recordemos que ρ es la probabilidad de que el caminante actualice la información almacenada en su memoria respecto al tiempo de visita a un sitio y el paso dado desde ahí, y que asociamos $\rho = 1$ con el comportamiento *explorador* y $\rho = 0$ con el *conservador*. Observamos que, para $\rho = 0$ el comportamiento es claramente difusivo mientras que, para $\rho = 1$, el MSD alcanza un valor máximo, consistente con la situación en la que el caminante se mueve en una región acotada del espacio (verificado al observar las caminatas). Contrariamente a lo que uno pensaría, esto muestra que es el comportamiento *explorador* el que le permite al caminante encontrar *home ranges* más fácilmente mientras que, el *conservador*, realiza caminatas aleatorias. Valores intermedios de ρ generan comportamientos intermedios. Analizamos el modelo para valores de τ entre 5 y 150, encontrando resultados análogos para todos ellos.

Estos resultados dan lugar a preguntas acerca de la dependencia de la aparición

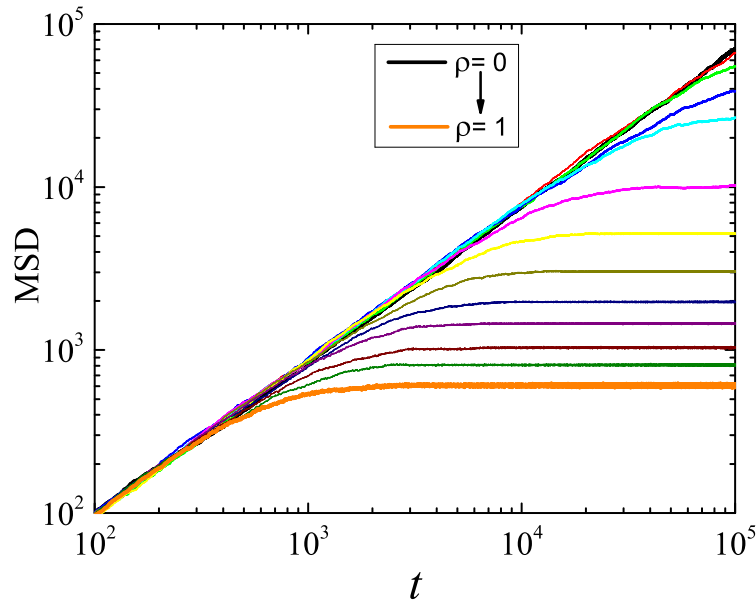


Figure 2.1: Desplazamiento cuadrático medio (MSD) en función del tiempo, con probabilidad $\rho = 0$ (negro), $\rho = 1$ (naranja) y valores intermedios, y con tiempo de recuperación $\tau = 20$. Realizamos las simulaciones en una red cuadrada de 5000×5000 sitios, 10^5 pasos temporales y 10^3 realizaciones para cada valor de ρ .

de ciclos con cada parámetro. Aunque en todas las caminatas en 2D (incluido el caso $\rho = 0$) eventualmente el caminante vuelve a un sitio en una condición tal que le permite establecerse en un ciclo, el tiempo necesario para cumplir esta condición puede variar mucho y resultar muy grande. Como resultado, luego de una cantidad fija de pasos, solo una fracción de los caminantes puede hacerlo. A continuación, vamos a caracterizar el comportamiento estadístico de estos caminantes midiendo algunas propiedades relevantes del sistema.

En la Figura 2.2 representamos la fracción de realizaciones terminadas en ciclo como función de los parámetros ρ y τ . Observamos que esta fracción aumenta tanto para el decrecimiento de τ como para el incremento de ρ . Consistentemente, mapeando esta situación con el escenario biológico, cuando les lleva mucho tiempo a las plantas recuperarse (valores grandes de τ), o cuando los forrajeros no son lo suficientemente *exploradores* (ρ muy chico), no hay formación de *home ranges*. Este resultado revela condiciones necesarias sobre los individuos y el ambiente para que se formen ciclos.

Otra propiedad de las caminatas que podemos estudiar es la longitud de los ciclos. El concepto de *home range* está siempre asociado a la cantidad de espacio utilizado. A veces es medido a través de la distribución de uso del espacio [100], que representa la probabilidad de encontrar al animal en un área definida dentro de su *home range*. Podemos tener una estimación de la cantidad de espacio usado en nuestro modelo midiendo la longitud del ciclo. *A priori* sabemos que τ es la cota inferior para el promedio de la longitud de los ciclos. En la Figura 2.3 mostramos este promedio. Podemos con-

cluid que la longitud media de los ciclos es cercana a esta cota para todo conjunto de parámetros, mostrando una dependencia débil en ρ para valores grandes de τ debido al submuestreo por la cantidad finita de simulaciones. Sin embargo, observemos la región en forma de cuña de los caminantes más conservadores que nunca encuentran un ciclo, lo cual crece con el parámetro de recuperación τ .

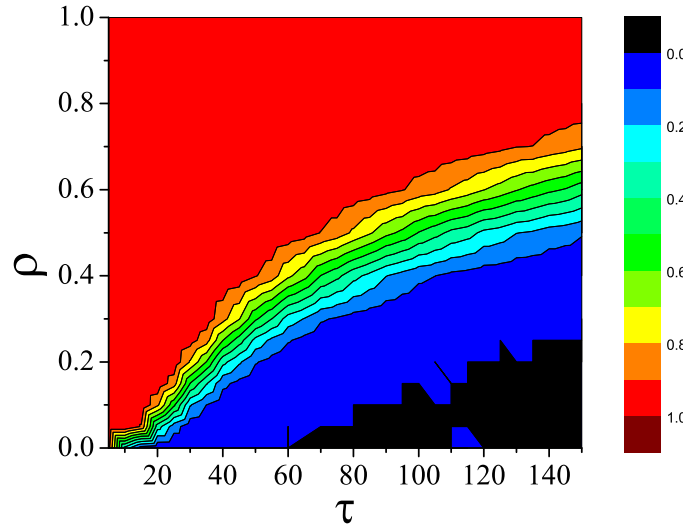


Figure 2.2: Fracción de realizaciones terminadas en ciclo como función de los parámetros ρ y τ . Realizamos las simulaciones en una red cuadrada de 5000×5000 sitios, 10^5 pasos temporales y 10^4 realizaciones. La región negra corresponde a las realizaciones que no terminaron en ciclo debido al tiempo finito de observación.

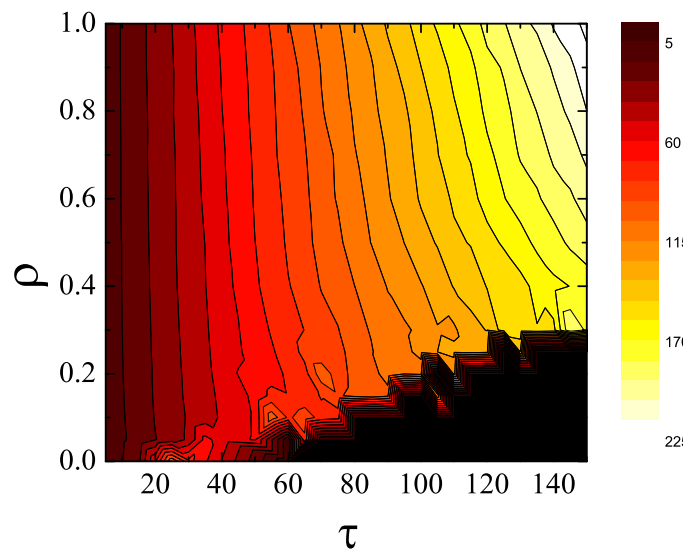


Figure 2.3: Longitud media de los ciclos como función de ρ y τ . Realizamos las simulaciones en una red cuadrada de 5000×5000 sitios, 10^5 pasos temporales y 10^4 realizaciones.

Ahora estudiaremos los casos extremos $\rho = 0$ y $\rho = 1$. Cuando $\rho = 0$ encontramos que el comportamiento es difusivo para todos los valores de τ , de modo que $\langle x^2 \rangle = D(\tau)t$. Como mostramos en la Figura 2.4, $D(\tau)$ depende de τ acercándose a

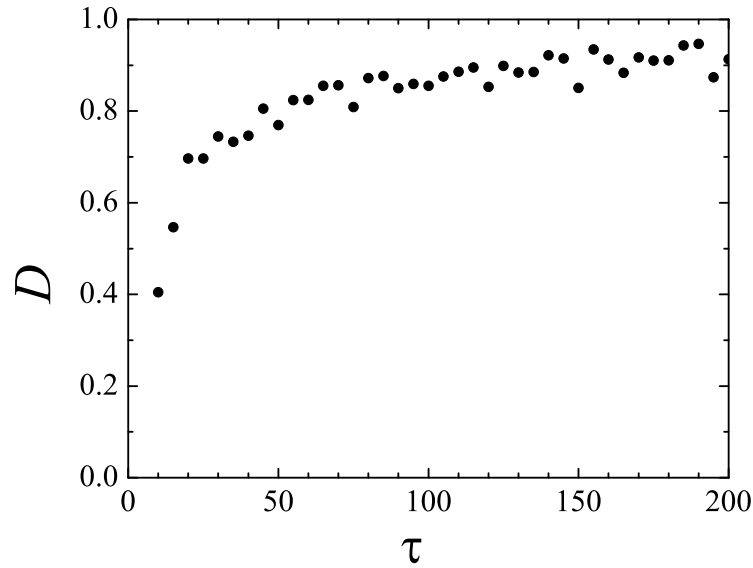


Figure 2.4: Coeficiente de difusión del caso $\rho = 0$ (pendiente de las curvas promedio de MSD para cada valor de τ). Consideramos cuarenta valores uniformemente distribuidos de τ entre 5 y 200.

1 por debajo a medida que τ aumenta. Por otro lado, los *exploradores* perfectos (los correspondientes a $\rho = 1$) siempre encuentran un ciclo. Encontramos que el promedio de la longitud del transitorio depende cuadráticamente con τ para el caso $\rho = 1$, tal como muestra la Figura 2.6.

El régimen transitorio es más largo cuanto mayor es el valor de τ , o sea, para tiempos de recuperación cortos, el caminante encuentra el ciclo más rápido. Si τ es muy largo, puede suceder que el caminante vuelva sucesivas veces al mismo sitio antes de que transcurra un tiempo τ , y elija así el siguiente paso de manera aleatoria, perdiendo la posibilidad de repetir el último paso y, por ende, de entrar en el ciclo. La Figura 2.5 muestra que el régimen transitorio es más largo a medida que el valor de τ es mayor: para tiempos de recuperación cortos, el caminante encuentra un ciclo rápidamente.

Recordemos que el caminante *explorador* es aquel que actualiza continuamente la información almacenada. Una suposición intuitiva de la dinámica resultante, analizada en términos de la intensidad de la actividad exploradora del individuo, nos lleva a pensar que el caminante con esta estrategia puede tener mayor dificultad en encontrar un circuito cerrado. Además, para aquellos que mantienen la información almacenada (los caminantes *conservadores*), encontrar un circuito cerrado óptimo puede ser una tarea relativamente simple. Sin embargo, nuestros resultados muestran que nuestra intuición es errónea.

Podemos obtener información relevante sobre los mecanismos que dan lugar al comportamiento observado de la caminata de forrajeo a partir de resultados bien conocidos de caminatas aleatorias convencionales. Una caminata aleatoria en una o dos dimensiones es recurrente, esto es, la probabilidad de que el caminante regrese eventualmente

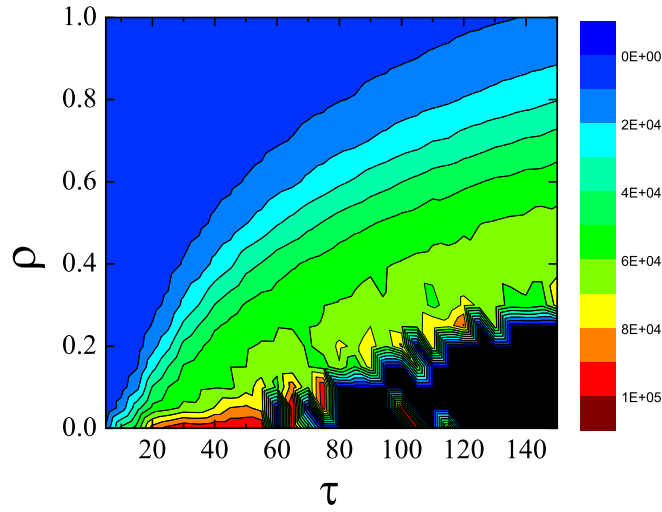


Figure 2.5: Longitud media del transitorio como función de los parámetros ρ and τ . La escala de color es logarítmica. Realizamos las simulaciones en una red cuadrada de 5000×5000 sitios, 10^4 realizaciones y 10^6 pasos temporales.

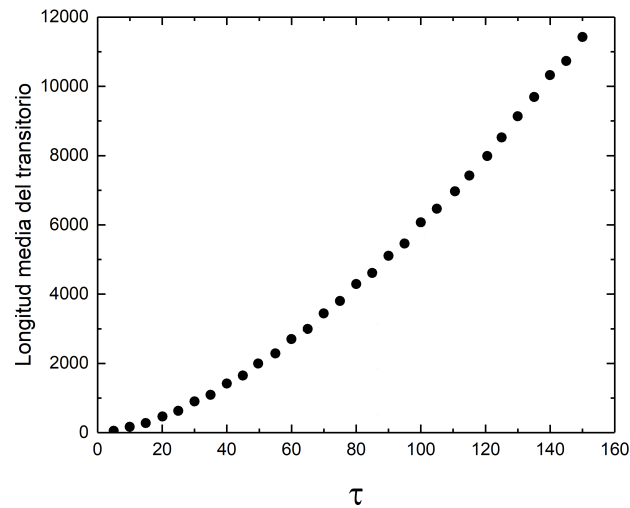


Figure 2.6: Longitud media del transitorio en función de τ para un valor fijo de $\rho = 1$. Este resultado se desprende del diagrama de fase de la Figura 2.5 en la que se promediaron 10^4 realizaciones para 10^6 pasos temporales.

al sitio del cual partió es 1. En dimensiones mayores, la caminata aleatoria es transitoria, siendo dicha probabilidad menor que 1 [101].

Entonces, en principio, para cualquier valor de τ y $\rho = 0$ podemos encontrar un ciclo en la caminata del forrajero si el tiempo de cálculo es suficientemente largo. Sin embargo, este comportamiento asintótico del sistema puede no ser el más relevante en muchos contextos. En el escenario biológico, por ejemplo, uno podría estar interesado en la posibilidad de encontrar ciclos en tiempos relativamente cortos. De hecho, según el llamado *Pólya problem* o el *first return time*, la probabilidad de que en una caminata aleatoria simple en 1D el caminante regrese por primera vez a un dado sitio después de $2n$ pasos está dada por:

$$\binom{2n}{n} \frac{1}{(2n-1)2^{2n}}. \quad (2.1)$$

En 2D la probabilidad es la raíz cuadrada de la probabilidad anterior [101], dado que una caminata simple en dos dimensiones puede ser proyectada en dos caminatas independientes en una dimensión en los ejes x e y .

La probabilidad dada por la Ecuación (2.1) decae asintóticamente como $n^{-3/2}$, indicando que el regreso al sitio inicial es crecientemente improbable con el paso del tiempo. La caminata forrajera puede interpretarse de la siguiente manera: hasta el momento en que el caminante queda atrapado en el ciclo, realiza una caminata aleatoria. Luego, el comportamiento es determinista. Ese momento corresponde a la primera vez que el ciclo se completa: es el retorno al paso inicial del ciclo luego de $\tau_c \geq \tau$ pasos, donde τ_c es el período del ciclo de una realización para una dada elección de τ . Asumamos que la caminata transitoria realizada hasta este primer regreso puede ser usada para estimar la probabilidad análoga a la Ecuación (2.1). Podemos hacer esto con la longitud del transitorio y la fracción de realizaciones terminadas en ciclo. El transitorio puede ser pensado como un conjunto de realizaciones sucesivas de caminatas de longitud τ_c que no fueron exitosas en su regreso al punto inicial.

La pregunta inmediata acerca de la validez de los presentes resultados para mayores dimensiones podemos responderla teniendo en cuenta la recurrencia del teorema presentado por Pólya [102]. En este trabajo se muestra que una caminata aleatoria es recurrente en redes de 1 y 2 dimensiones, y que es transitoria para redes con más de 2 dimensiones. La aparición de *home ranges* como fue presentada en este modelo, es fuertemente dependiente de la probabilidad de eventuales retornos a sitios ya visitados. Entonces, para dimensiones mayores que 2, la longitud esperada del ciclo va a ser mayor y, su existencia, menos probable, tal como podemos deducir del cálculo de probabilidad de retorno al origen en esos casos [103].

Además, el hecho de que un ρ creciente produce un incremento de la probabilidad de encontrar el ciclo, podemos entenderlo de la manera que explicamos a continuación. La probabilidad de volver a un sitio dado decrece a medida que el caminante se aleja;

cuando ρ es chico, el caminante puede moverse cada vez más lejos del sitio almacenado en la memoria, haciendo más difícil su retorno y el comienzo del ciclo. Cuando ρ es mayor, el forrajero constantemente actualiza su memoria, de manera que siempre está relativamente cerca del sitio almacenado recientemente. Esto aumenta la probabilidad de regresar a él y alcanzar el ciclo.

2.1.3 Discusión

Uno de los aspectos más importantes relacionados con el movimiento de animales es el efecto que tiene la heterogeneidad espacial sobre los patrones observados. Cuando esta heterogeneidad se manifiesta a través de la distribución del recurso, la relación entre la dinámica del recurso y los modelos de caminatas aleatorias puede ser la clave para responder muchas de las preguntas aún abiertas acerca de la aparición de *home ranges*. Otra manera de explorar este problema consiste en considerar las habilidades de aprendizaje y memoria espacial [104].

La formación de *home ranges* fue estudiada previamente mediante modelos en los cuales un individuo evita sitios recientemente visitados y regresa a los visitados en algún momento del pasado [53, 105].

Un animal buscando alimento elegirá sus movimientos basado no solamente en su estado interno y su percepción instantánea del ambiente, sino también en el conocimiento adquirido y la experiencia. Los animales usan su memoria para inferir el estado actual de áreas no visitadas previamente. Esta memoria se construye recolectando información de visitas previas a sitios vecinos [106].

Aunque la aparición de *home ranges* es crucial en la comprensión de patrones que surgen del movimiento animal, hay pocos modelos que reproducen este fenómeno. Las caminatas aleatorias tradicionales, ampliamente utilizadas para describir el movimiento animal, muestran un comportamiento difusivo lejos de mostrar aparición de *home ranges*. Sin embargo, la incorporación del uso de memoria en los modelos ha mostrado predecir caminatas acotadas en el espacio [62, 63].

Los resultados que presentamos en este modelo no solo revelan un comportamiento interesante de la llamada *frugivore walk*, sino también contribuyen a un entendimiento más profundo de las causas que subyacen a la constitución de *home ranges* como un comportamiento emergente. Considerando un modelo simple, mostramos que un caminante con habilidades de aprendizaje rudimentarias, junto con la dinámica del sustrato, dan lugar a la actividad de forrajeo óptimo en términos de uso del recurso. De hecho, ni la estrategia de forrajeo basada solo en difusión (una caminata aleatoria sin memoria), ni una caminata fuertemente determinada por memoria (como nuestro caminante *conservador*) son óptimas. Una mejor estrategia es aquella que combina el uso de la memoria con un comportamiento de exploración, como nuestro caminante

explorador.

Algunos trabajos corroboran que es precisamente esta estrategia combinada la favorecida por mecanismos evolutivos [107, 108]. La actividad forrajera debe balancear entre exploración y explotación: por un lado, explorar el ambiente es crucial para encontrar y aprender acerca de la distribución del recurso; por otro lado, la explotación del recurso conocido es energéticamente óptimo. De hecho, este *trade-off* es central en estudios actuales de ecología forrajera [109], en modelos de *Lévy flight* [46], y otros.

El mecanismo analizado en este modelo contribuye con apoyo teórico a estas ideas. Mostramos que el balance entre exploración y explotación no solo provee un uso óptimo del recurso, sino también puede ser responsable de la aparición de un *home range*. El balance entre exploración y explotación aparece como el camino al éxito del forrajeo.

2.2 Modelo de estrategias de bocado

En este modelo consideramos tres parámetros de relevancia para recrear la interacción entre forrajeros reales y su ambiente: el tamaño del bocado (la cantidad de alimento recogido en cada sitio de forrajeo), el costo de moverse de sitio y el costo de quedarse. Mostramos que estos factores afectan la habilidad de usar el recurso más o menos eficientemente. Al mismo tiempo encontramos que los patrones de forrajeo, usualmente atribuidos a habilidades asociadas con la memoria de los forrajeros, pueden surgir aún en ausencia de ella.

2.2.1 Definición del modelo

Este modelo consiste en un caminante que se mueve en un sustrato modificándolo, representando un animal forrajero moviéndose de planta en planta recolectando alimento. El caminante sigue simples reglas de movimiento, y el sustrato recupera posteriormente a la visita la cantidad de alimento que tenía.

El sustrato consiste en N sitios distribuidos uniformemente en posiciones aleatorias en el cuadrado unidad. Cada sitio representa un parche de vegetación que el animal puede visitar para alimentarse, y nos referiremos a ellos como “plantas”. Cada sitio tiene una cantidad dada de fruto $f_i(t) \in (0, f_i(0))$, con $f_i(0)$ asignado aleatoriamente con un valor entre 0 y 1 dada una distribución uniforme. En cada visita, la cantidad de fruto del sitio se reduce en una cantidad b : el tamaño de bocado que caracteriza el comportamiento de los forrajeros. Suponemos que el factor determinante del movimiento es la proximidad del alimento: el caminante elige el sitio más cercano. Este es, de hecho, el caso de muchas especies forrajeras, particularmente si la distribución del alimento no es extremadamente heterogénea. Dado que en cada visita se consume alimento, suponemos que cada sitio i no será elegido si $f_i(t) - b < 0$. Si la planta más cercana

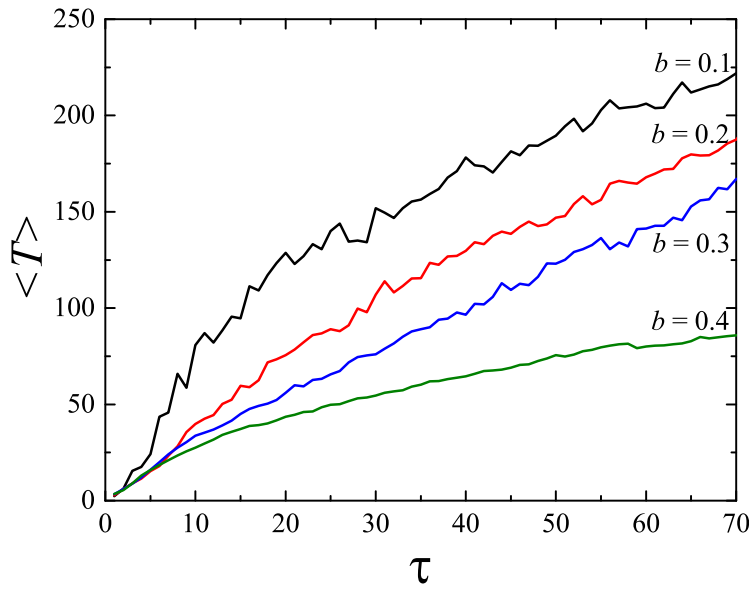


Figure 2.7: Período promedio en función del tiempo de relajación τ , promediado en 1000 realizaciones para diferentes valores del tamaño de bocado b . $N = 250$.

no tuviera suficiente recurso, el caminante elige la siguiente más cercana que sí cumple la condición.

Después de una visita, la planta tarda τ pasos en recuperarse: luego de un tiempo τ aumenta $f_i(t)$ en cantidad b . Notar que una planta puede ser visitada más de una vez dentro de un tiempo τ , en cuyo caso la recuperación de cada cantidad b se dará a tiempos diferentes según el tiempo de visita hasta alcanzar el valor inicial $f_i(0)$. Este simple proceso de relajación representa el proceso de maduración de la fruta.

En este modelo estudiamos la dependencia de las caminatas (y, en particular, de los *home ranges* emergentes) de tres magnitudes de relevancia de forrajeros reales: tamaño de bocado, costo de movimiento y costo de quedarse en el sitio. Cabe aclarar que no tuvimos en cuenta ciertos componentes del sistema como la saciedad del animal, su descanso, y otras actividades relacionadas con interacciones intra o interespecíficas.

2.2.2 Resultados

Consideremos un animal en el sistema. Luego de un transitorio que depende de las condiciones iniciales, la caminata se estabiliza en una trayectoria periódica: el ciclo o, precisamente, el *home range*. Enfatizamos que estos ciclos surgen de un modelo que consiste en reglas muy simples. Estudiamos la dependencia de las propiedades de los ciclos en función del tamaño de bocado, b . En las Figuras 2.7 y 2.8 graficamos el período de esos ciclos, $\langle T \rangle$, y el uso del espacio (medido como fracción de sitios visitados durante el ciclo respecto al tamaño del sistema, $\langle S \rangle$) en función del tiempo de relajación τ , respectivamente. Ambas magnitudes están promediadas en 1000 realizaciones de la

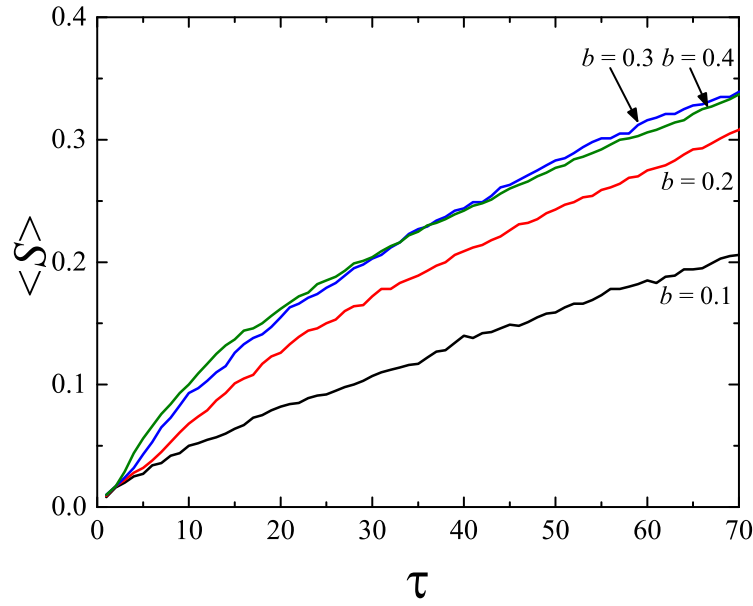


Figure 2.8: Fracción promedio de sitios visitados $\langle S \rangle$ en función del tiempo de relajación τ , promediado en 1000 realizaciones para diferentes valores del tamaño de bocado b . $N = 250$.

caminata con una distribución diferente (y aleatoria) de los sitios en el espacio. Las distintas curvas de las figuras corresponden a valores de b : $b = 0.1$, 0.2 , 0.3 y 0.4 . Tal como esperábamos ambas magnitudes crecen con τ ; tiempos largos de relajación del alimento requieren que el caminante explore más. Vale la pena mencionar que estos resultados dependen del tiempo total que dure la simulación. Encontramos que el período de los ciclos es más largo cuanto mayor es el valor de τ , pero el uso del espacio no se incrementa con el aumento de τ , mostrando la aparición de *home ranges* bien definidos.

Esta dependencia que observamos de $\langle T \rangle$ y $\langle S \rangle$ en b tampoco es obvia. Por un lado tenemos que, cuanto mayor es el tamaño de bocado, mayor es el uso del espacio (Figura 2.8). Esto es entendible: más plantas son visitadas si el bocado es grande porque el caminante consume el recurso de los sitios que visita y no puede regresar a esos sitios a menos que la cantidad de alimento ya esté recuperada. Sin embargo, el período de los ciclos decrece cuando b aumenta (Figura 2.7). Los animales que comen menos en cada sitio, requieren menor espacio, pero sus ciclos son más largos. Esto puede significar que, durante los ciclos, el caminante está recorriendo más de una vez (o reiteradas veces) los mismos sitios. De hecho, es lo que ocurre: el caminante oscila entre plantas vecinas mientras se cumpla $f_i - b > 0$. El caminante oscila entre dos sitios hasta que la condición anterior ya no se cumpla, en cuyo caso el caminante se dirige a un sitio diferente. A esta oscilación que aparece dentro de la caminata cíclica la llamamos subciclo. Los animales con b grande, por otro lado, no van a poder volver tan fácilmente a un lugar visitado, dado que el sitio no cumpliría

con la condición $f_i - b > 0$, debiendo elegir un sitio diferente.

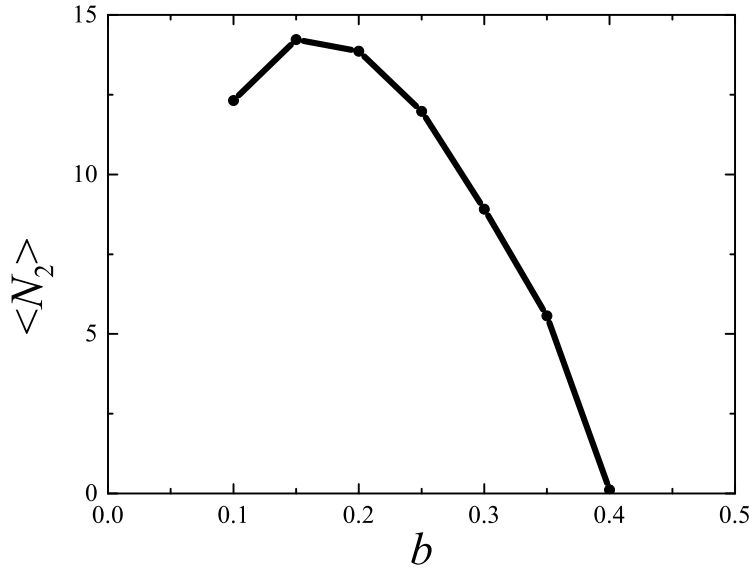


Figure 2.9: Cantidad promedio de subciclos por ciclo, N_2 , en función del tamaño de bocado, b . $N = 250$, $\tau = 30$, 1000 realizaciones.

Siendo así, es posible ver cómo la cantidad de subciclos aumenta a medida que el tamaño de bocado decrece (para un valor fijo de τ). La Figura 2.9 muestra esta dependencia: la cantidad de subciclos por ciclo, N_2 , promediada en 1000 realizaciones. Podemos ver que hay un máximo alrededor de $b \approx 0.15$, y que decrece a 0 cuando $b = 0.4$. Cuando $b > 0.5$, los subciclos no son posibles dado que el recurso se encuentra agotado en un valor que impide la visita inmediata hasta que transcurra suficiente tiempo. La Figura 2.10 muestra dos caminatas a modo de ejemplo; observamos que, mientras que el caminante con $b = 0.1$ completa solo un ciclo durante el rango de tiempo que mostramos, el caminante con $b = 0.4$ realiza cuatro: el ciclo del primero es más largo, pero la cantidad de sitios visitados es menor.

Eficiencia

Dentro de los múltiples intereses respecto al comportamiento de los animales forrajeros, es de particular relevancia la evaluación de su eficiencia. En trabajos previos en los que se establecen las bases del concepto de forrajeo óptimo, se propone que uno de los factores que gobierna el comportamiento forrajero es la maximización de energía acumulada por el caminante [110–112]. En nuestro modelo es posible estudiar la explotación del recurso en términos de eficiencia. Para hacer esto, consideremos primero una consecuencia de los resultados previamente discutidos.

Vimos que el caminante que toma una porción grande de alimento tiene ciclos más cortos (Figura 2.7). Podríamos decir que los bocados grandes son más eficientes para

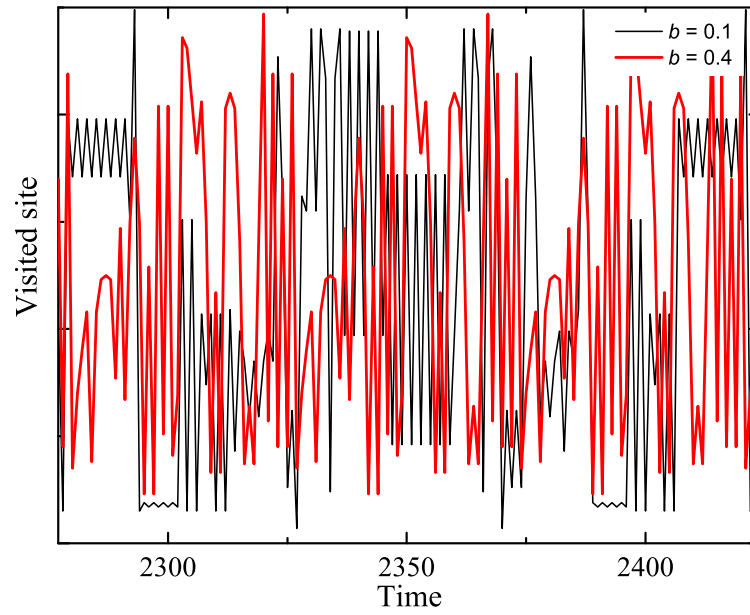


Figure 2.10: Caminatas con (negro, $b = 0.1$) y sin (rojo, $b = 0.4$) subciclos de dos pasos. El eje vertical muestra los sitios visitados (no están relacionados a su posición espacial). Observamos que la línea negra cubre un ciclo largo mientras que, la roja, realiza más de tres en el mismo tiempo. $N = 250$, y la caminata está dentro del estado estacionario.

la explotación del recurso, debido al costo de moverse $E(f/b)$ veces entre sitios hasta agotarlo, donde E es la parte entera y f representa la cantidad de alimento del sitio con menor $f(t)$ de los sitios entre los que oscila el animal. Si b es grande, hay menos subciclos y cada paso es, en este sentido, más eficiente. De hecho, este concepto de eficiencia podemos aplicarlo a toda la caminata, incluso al transitorio. El caminante de bocado chico requiere más pasos para “encontrar” el ciclo, debido a los subciclos en los que se encuentra, lo cual hace que el régimen transitorio sea más largo. La Figura 2.11 muestra que este es el caso: la cantidad de pasos del régimen transitorio T_0 (promediada en 1000 realizaciones) como función de b , muestra un decaimiento que se estabiliza en $b = 0.4$, como esperaríamos. El caminante con bocado más chico ($b = 0.1$) necesita, en promedio, 8 veces más pasos para establecer el *home range* respecto al caminante de tamaño de bocado 4 veces mayor ($b = 0.4$).

Estos argumentos y resultados podrían indicar que hay una presión evolutiva hacia tamaños mayores de bocado, dado que parecen asegurar un uso más eficiente del recurso. Para animales reales, el tamaño del bocado es un factor relevante en el comportamiento de forrajeo [80]. Las decisiones de los herbívoros están basadas en el *trade-off* entre la ingesta de alimento y otros aspectos relacionados al recurso y su uso, tal como masticar y tragar, digerir, recorrer distancias, alejarse del nido, permanecer en un parche, etc. [88]. Estos *trade-offs* pueden ser muy complicados y específicos de cada especie.

Una manera precisa de cuantificar la eficiencia de los caminantes, consiste en la consideración de una energía interna. Proponemos que la energía del caminante au-

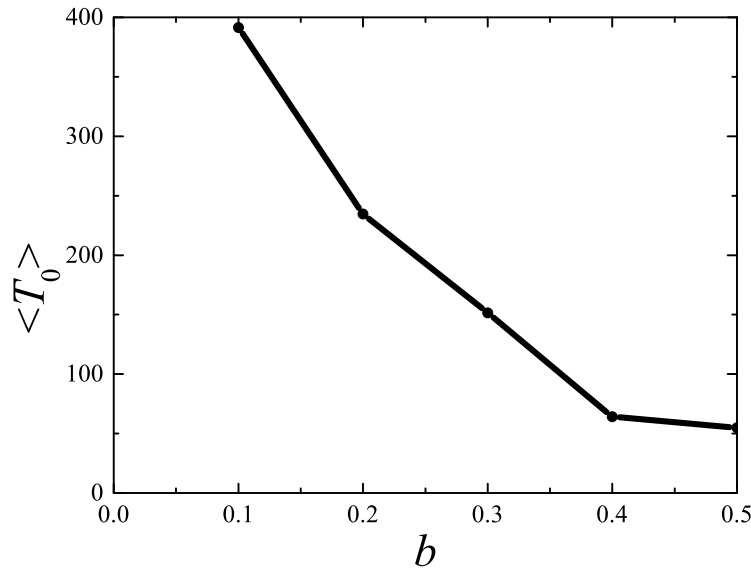


Figure 2.11: Promedio de la longitud del régimen transitorio, $\langle T_0 \rangle$, en función del tamaño de bocado, b . $N = 250$, $\tau = 30$, 1000 realizaciones.

menta con la ingestión de alimento en cada paso, y disminuye con las distancias recorridas para obtenerlo. Dicho en otras palabras, si el caminante se encuentra en el sitio i a tiempo $t - 1$ y visita el sitio j a tiempo t :

$$E(t) = E(t - 1) + g(b) - h(d_{ij}), \quad (2.2)$$

donde $g(b)$ y $h(d_{ij})$ son funciones que caracterizan los cambios en la energía interna del caminante.

Es razonable esperar que h sea una función monótona creciente de d_{ij} pero, en principio, no sabemos la forma precisa de g ni de h . De hecho, pueden ser diferentes dependiendo la especie o la clase (por ejemplo mamíferos, aves o insectos) y depender, dentro de la misma especie, de diferentes estadios de su vida.

Consideremos, por simplicidad, que la energía perdida es proporcional a la distancia recorrida, como si el animal se estuviera moviendo a velocidad constante: $h(d_{ij}) = \alpha d_{ij}$, donde α es la tasa que caracteriza la energía perdida (o el “costo de moverse” mencionado anteriormente). También podríamos considerar una dependencia lineal de $g(b)$, suponiendo que cada porción de alimento provee una cantidad de energía dada. En ese caso, un diagrama de fase de la energía total del animal al finalizar la caminata se ve como mostramos en la Figura 2.12 (arriba). Los colores oscuros muestran las más altas energías, y podemos ver que los caminantes más eficientes son aquellos que toman porciones más grandes de cada sitio.

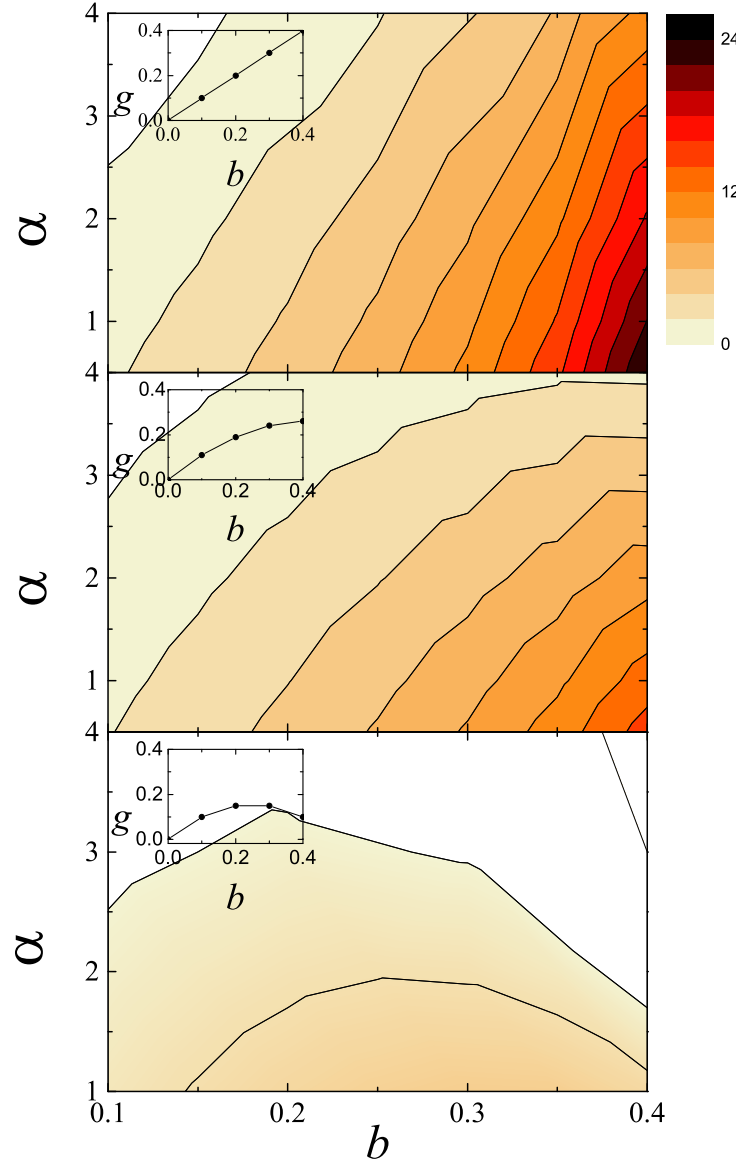


Figure 2.12: Energía por paso como función del tamaño de bocado b y la tasa de energía perdida α . Arriba: sin penalización ($\beta(b) = 1$). Centro y abajo: con penalización modelada como una función lineal $\beta(b)$. $N = 250$, 1000 realizaciones, $\tau = 50$. Los colores más oscuros indican más energía recolectada por planta visitada en promedio.

Sin embargo, la dependencia lineal de g con b no es la mejor suposición. Los animales que comen más frutos de un *cluster* de frutas, por ejemplo, deben pasar más tiempo juntándola. Entonces, animales que tomen mayores porciones en cada sitio, necesitan más tiempo en cada lugar respecto de aquellos que toman un solo fruto (o una porción pequeña) y se mueven a otro sitio. En el comportamiento de *D. gliroides* alimentándose de frutos de *T. corymbosus* se observó que los animales no agotan todo el recurso disponible de un sitio en una única visita necesariamente [113] .

Consideramos una penalización a los animales que toman una porción grande de alimento en cada sitio. Analicemos el caso en que $g(b) = \beta(b) b$, con $\beta(b)$ una función lineal decreciente de b :

$$E(t) = E(t-1) + \beta(b) b - \alpha d_{ij}. \quad (2.3)$$

Mostramos los diagramas de fase correspondientes a este modelo en la Figura 2.12 (centro y abajo). Cada gráfico corresponde a una intensidad diferente de penalización por tomar bocados grandes: diferentes funciones $g(b)$ están incluidas dentro de cada gráfico. La penalización por tomar bocados grandes es responsable de que la energía se vaya reduciendo hacia la zona derecha del gráfico. Para cada conjunto de parámetros, (α , τ , g , etc.), hay un tamaño de bocado óptimo y habría una presión evolutiva para adoptar una estrategia (un tamaño de bocado b) para explotarla.

Por último, caracterizaremos la eficiencia de las diferentes estrategias de forrajeo, lo cual también resulta relevante si hay más de un individuo en el sistema o si parte del hábitat es destruido: estudiamos el número de atractores (ciclos) de la dinámica. Imaginemos que ubicamos al caminante en las N posibles posiciones iniciales de un dado sustrato. Entonces, la pregunta es: ¿cuántos ciclos puede encontrar el caminante? Más aún, ¿cómo depende este número de los parámetros del modelo?

La Figura 2.13 muestra la cantidad de atractores de una distribución dada del recurso como función del tiempo de relajación τ y del tamaño de bocado b , promediado en 10 realizaciones. Podemos ver que el número de atractores depende de los dos parámetros: los ciclos posibles son muy pocos (tonos más claros) si el tamaño del bocado o el tiempo de recuperación son grandes. Por otro lado, si el tamaño de bocado (o el tiempo de relajación) es chico, hay muchas formas de transitar el espacio y muchos *home ranges* posibles. Una cantidad mayor de animales compitiendo por el recurso (aún en ausencia de interacción directa), puede afectar la eficiencia de su uso. Aún si los caminantes de bocado grande requieren menos tiempo para explotarlo (la estrategia que nosotros denominamos eficiente), el solapamiento de los *home ranges* de muchos forrajeros puede producir una presión en la dirección opuesta. En tal caso, una estrategia de bocado chico, la cual requiere menos espacio y tiene muchos posibles atractores en el mismo sustrato, puede estar favorecida.

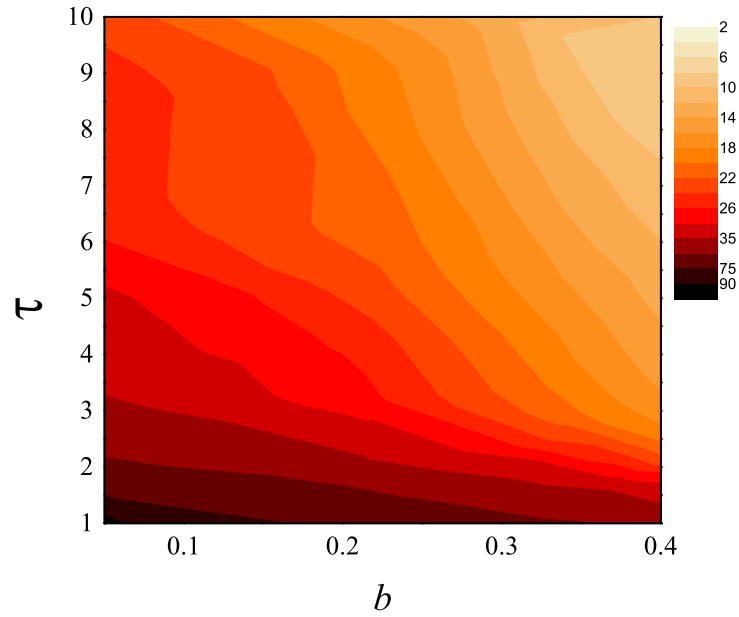


Figure 2.13: Cantidad de atractores para una dada distribución del recurso como función del tiempo de relajación τ y del tamaño de bocado b . $N = 400$, promediado en 10 realizaciones.

2.2.3 Discusión

Analizamos un modelo simple en el que un animal forrajero se mueve en un sustrato con reglas deterministas. La relación entre la actividad forrajera y la relajación del sustrato produce comportamientos análogos a los observados en sistemas reales.

Primeramente, el caminante no solo encuentra un ciclo, sino también subciclos dentro del ciclo principal. Estas regiones de interés también son características en caminatas de animales. El período y el uso del espacio de los ciclos, así como el régimen transitorio, están fuertemente determinados por la porción que el caminante recoge de cada sitio (lo que llamamos tamaño de bocado): la estrategia que elige para el consumo del recurso. Si el recurso está espacialmente distribuido en parches, hay un *trade-off* entre el ahorro de energía (moviéndose en una región limitada del espacio) y el riesgo de agotar el recurso. De esta manera, el beneficio que provee un parche rico se desvanece con el agotamiento del recurso. El estudio de este fenómeno está enmarcado en el teorema del valor marginal [114]. En un caso ideal, un forrajero debería consumir el recurso disponible en un parche hasta el punto en el cual la energía obtenida por quedarse es menor a la ganancia esperada si se moviera a un nuevo parche.

El balance de la energía y la eficiencia son aspectos centrales del comportamiento de cualquier animal forrajero. La mayoría de los modelos de forrajeo óptimo considera que los forrajeros poseen habilidades cognitivas y perceptuales que les permite tener información acerca de los parches. En este modelo supusimos que los forrajeros tienen habilidades limitadas y que la búsqueda del recurso es parte del comportamiento de forrajeo.

Nuestros resultados muestran que el caminante con bocado chico es menos eficiente en encontrar su *home range*. Cuando lo encuentra, el período de sus ciclos es mayor, y el uso que hace del espacio es más limitado (visita menos sitios) respecto a los caminantes con tamaño de bocado mayor. Los períodos más largos de esos caminantes ineficientes surgen de la formación de subciclos: el caminante visita dos sitios repetidamente hasta agotarlos y, entonces, se mueve a un sitio nuevo. Estos caminantes visitan menos sitios pero realizan más pasos: en este sentido decimos que el comportamiento es ineficiente. Nuestros resultados muestran que el caminante más voraz encuentra más fácilmente su *home range* y lo explota de manera más eficiente.

A raíz de estos resultados, es razonable pensar en una presión evolutiva hacia la elección de bocados grandes. De hecho, es sabido que si hay bocados grandes disponibles, los animales pueden juntar energía más fácil y rápidamente, dando lugar a otras actividades como buscar pareja, reproducirse, evitar competencia y evadir depredación, entre otras [88, 115–117].

Sin embargo, los bocados grandes implican cierto comportamiento forrajero, y no en todos los escenarios resultan favorables. Analizamos un modelo fenomenológico de este *trade-off* de manera que la energía interna del caminante se acumula alimentándose del recurso, y se disipa viajando de un sitio a otro. Una dependencia monótona de la tasa de energía ingerida con el tamaño de bocado favorece bocados grandes. Pero una ligera penalización de esta tasa para bocados grandes muestra que los tamaños intermedios de cosecha pueden ser más favorables. La acción de estos mecanismos podría estar detrás de la conducta observada de forrajeros que consumen solo una parte de la cosecha disponible en cada planta, tal como aparece reportado en referencia a *D. gliroides* [113].

La forma en que los animales usan el espacio para colectar alimento, ciertamente tiene impacto en la forma en que interactúa con sus conespecíficos o competidores con quienes comparte ese espacio. La fracción de uso del espacio es una de las variables relevantes que va a determinar si los *home ranges* se solapan o no y, eventualmente, determinará también la capacidad de carga del sistema.

3

Modelo de dispersión de semillas

La verdad última de un fenómeno reside en su descripción matemática.

– J. Jeans

Hasta aquí mostramos modelos de movimiento animal basados en simulaciones de caminatas. Son modelos que, mediante la definición de una mecánica específica del caminante buscan describir, analizar y entender los mecanismos que subyacen al movimiento de los animales forrajeros. Inspirados por la relación entre *D. gliroides* y *T. corymbosus*, presentamos a continuación un modelo focalizado en el proceso de dispersión de semillas.

La relación entre estas dos especies es de tipo mutualista: *D. gliroides* se alimenta de los frutos de *T. corymbosus* y es, a su vez, su único dispersor de semillas. La disposición de la futura generación de plantas dependerá en gran medida de los sitios recorridos por estos animales. Estas, a su vez, serán las plantas proveedoras de frutos de los cuales se alimentarán los dispersores, y determinarán en gran medida sus rutas futuras. La dispersión de semillas tiene, además, influencia en la *fitness* de la especie vegetal porque determina el sitio en el cual la plántula vive o muere [93, 118–120]. Así, la dispersión determina no solo la dinámica ecológica, sino también la evolución del vegetal y su flujo genético. El patrón de dispersión y las actividades de los dispersores están íntimamente relacionados [92, 93] y, en muchos casos, es posible trazar una historia natural co-evolutiva de ambos.

La dispersión de semillas es uno de los procesos más relevantes que gobiernan la dinámica de los patrones espaciales de la vegetación. Hay numerosos ejemplos que muestran que el avance geográfico de la vegetación es mucho más rápido del que puede ser predicho por medios físicos sin intervención de agentes animales. De hecho, las tasas observadas de invasión (y velocidad de migración) de las plantas son, en algunos casos, más de un orden de magnitud mayor que las esperadas.

El origen de esta discrepancia radica en la combinación de múltiples efectos, entre los cuales podemos mencionar a los agentes dispersores y la morfología de las semillas.

El dispersor que actúa como vector para la diseminación de las semillas puede ser abiótico o biótico y su importancia relativa es aún materia de estudio. En algunos casos, en los que la acción de pequeños animales falla al proveer una explicación, es la forma estructural de las semillas la que se beneficia del efecto dispersor del viento [121, 122]. Por ejemplo, un análisis exhaustivo de la dispersión de semillas en el bosque tropical muestra que las distancias medias de dispersión por viento son comparables con aquellas en las que hay mamíferos o aves involucrados [123]. Sin embargo es importante buscar respuestas a este dilema caracterizando la dispersión de largo alcance atribuida a los animales.

Revelar los mecanismos sobre la habilidad de las plantas para propagarse rápido e invadir grandes áreas es crucial para su supervivencia ante cambios medioambientales bruscos debido al clima, la fragmentación del paisaje o la invasión por competidores o depredadores [96, 124, 125]. A pesar de tantos años de investigación sobre la dispersión de semillas [94–96] aún hay huecos en el conocimiento acerca de cómo viajan tan largas distancias.

En muchos ecosistemas templados y tropicales, la mayor cantidad de dispersores de las plantas leñosas son animales frugívoros [22]. Además, los grandes mamíferos que se alimentan de pastos resultan de potencial importancia como dispersores de semillas [94, 126–129] y, eventualmente, son responsables de su alta tasa de dispersión [130]. Para estas plantas, la dispersión de semillas es función tanto del movimiento animal como del tiempo de paso por su tracto digestivo [119, 131]. Por esta razón, uno esperaría que la tasa de dispersión y los patrones espaciales de la distribución de las plantas se retroalimentaran en las características de la dispersión de semillas a través de sus efectos sobre los movimientos de los animales.

No resulta sorprendente, entonces, el esfuerzo por obtener una mayor precisión en las mediciones y, mediante modelos, revelar la interacción entre el movimiento animal y la dispersión de las semillas. Aún así, no hay muchos modelos matemáticos que enfatizan en las altas tasas de dispersión debido a los animales. Por ejemplo, se ha propuesto un modelo en el que se analiza cómo la tasa de migración de plantas varía con el *home range* de los herbívoros, su supervivencia al pasar por el tracto digestivo, y la probabilidad de consumo [132]. Otro trabajo muestra que, cuando la tasa de dispersión ocurre a través de mecanismos tanto de largas como de cortas distancias, es el componente de larga distancia el que determina la velocidad de invasión [133]. Es sabido también que, como resultado de las interacciones tróficas y la dispersión, pueden formarse patrones espaciales y, algunos autores, investigaron esta cuestión usando modelos de crecimiento en tiempo continuo con difusión simple (obedeciendo la ley de Fick) [134].

El modelo que presentamos en este capítulo busca describir la dinámica de la dispersión de semillas mediada por animales. Modelamos esta dinámica con un sistema de ecuaciones diferenciales acopladas con retardo, el cual detallamos en la sección si-

guiente.

3.1 Definición del modelo

En el contexto presentado previamente, los modelos con retardo en el proceso de dispersión de semillas han sido extensamente estudiados [135]. Por ejemplo, se han estudiado soluciones periódicas de ecuaciones de difusión con retardo [136, 137], y se investigaron bifurcaciones en este tipo de problemas [138, 139].

Nosotros modelamos la dinámica de la dispersión de semillas considerando distintos estadios: f representa la cantidad de semillas en los frutos de las plantas (semillas inmóviles), u representa la cantidad de semillas en los frutos ya ingeridos por los animales dispersores (semillas móviles), y s representa la cantidad de semillas depositadas por los animales en sitios nuevos (semillas inmóviles). Cuando el animal dispersor ingiere frutos en un sitio x' , la cantidad de semillas en f disminuye y aumenta, de igual manera, la cantidad de semillas en u . Desde este sitio el animal se mueve difusivamente y, transcurrido un tiempo τ , las semillas ingeridas pasan de u a s en un nuevo punto x . La Figura 3.1 esquematiza este modelo. Proponemos un sistema de ecuaciones diferenciales acopladas para modelar la dinámica de los frutos (f), la dispersión de semillas por animales que difunden (u) y la germinación de nuevas plantas (s).

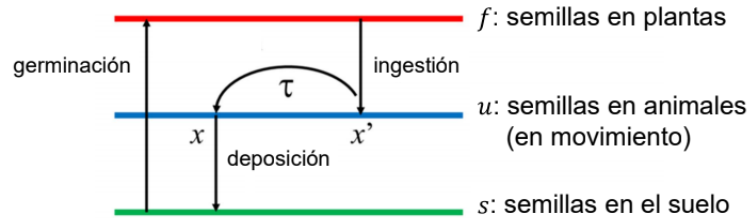


Figure 3.1: Esquema del modelo de dispersión de semillas con retardo. Las líneas representan tres poblaciones de semillas extendidas en el espacio: f son las semillas inmóviles en las plantas, u son las semillas dispersadas difusivamente por los animales, y s son las semillas depositadas en el sustrato luego de un retardo τ , las cuales, eventualmente, producirán nuevas plantas.

Una descripción matemática razonable de este sistema en una dimensión puede ser la siguiente (que también puede ser formulada en más de una dimensión sin dificultad). Para la dinámica de las semillas en plantas, proponemos:

$$\frac{\partial f(x, t)}{\partial t} = F(f(x, t), s(x, t)) - I(f(x, t), u(x, t)). \quad (3.1)$$

En esta ecuación, $F(f, s)$ es una función de crecimiento (o maduración) de los frutos y la función $I(f, u)$ representa la ingesta o consumo de los frutos.

Para la dinámica de las semillas transportadas por los animales proponemos:

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = I(f(x, t), u(x, t)) + D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} - \alpha \int_{-\infty}^{+\infty} G(x, t | x', t - \tau) I(f(x', t - \tau), u(x', t - \tau)) dx', \quad (3.2)$$

donde el mismo término de ingestión $I(f, u)$ actúa como fuente. Además, en esta ecuación usamos el mecanismo estándar de transporte difusivo para esas semillas móviles, con un coeficiente de difusión D y su correspondiente kernel de difusión gaussiano que propaga la semilla desde un punto $(x', t - \tau)$ hasta (x, t) :

$$G(x, t | x', t - \tau) \equiv G(x, x', \tau) = e^{-\frac{(x-x')^2}{4D\tau}} (4\pi D\tau)^{-1/2}, \quad (3.3)$$

cuyo rol en la dispersión lo describimos a continuación.

El tercer término de la Ecuación (3.2), más complicado en su formulación dinámica, es el que representa la pérdida de semillas en movimiento a medida que los animales las depositan. Si las semillas se depositan luego de un tiempo τ (que representa el tiempo que tarda la semilla en pasar por el tracto digestivo de los animales), luego podemos proponer el término no local que aparece en tercer lugar en la Ecuación (3.2): las semillas consumidas en x' a tiempo $t - \tau$ son transportadas por el kernel de dispersión G hasta x y son depositadas a tiempo t . La función I es la de ingestión evaluada en x' a tiempos anteriores (en los sitios en que el animal ingirió esos frutos y, por ende, sus semillas). La tasa α tiene en cuenta que el proceso puede ser imperfecto y, algunas semillas, pueden perderse y no ser transferidas con éxito a la población que germina $s(x, t)$.

Finalmente, para describir que las semillas depositadas pueden germinar con una tasa g y, eventualmente, contribuir a la población de fruto, proponemos la ecuación siguiente:

$$\frac{\partial s(x, t)}{\partial t} = -gs(x, t) + \alpha \int_{-\infty}^{+\infty} G(x, t | x', t - \tau) I(f(x', t - \tau), u(x', t - \tau)) dx'. \quad (3.4)$$

Para la función de ingestión I proponemos una dinámica que es el producto de un crecimiento logístico de u (correspondiente a los animales que dispersan semillas) y una función de f que satura a medida que f tiende a infinito indicando saciedad (caracterizado por un parámetro adicional b):

$$I(f, u) = r_u u(x, t) (k_u - u(x, t)) \frac{f(x, t)}{b + f(x, t)}, \quad (3.5)$$

donde r_u es la tasa de crecimiento y, k_u , la capacidad de carga. La función logística para u implica que, si hay pocos animales, se ingiere poco y, si hay muchos, aumenta hasta saturar. La función creciente y acotada para f implica que, si f es muy grande,

hay muchos frutos disponibles y se ingiere mucho mientras que, si hay poco fruto, se ingiere poco.

Observemos que, en ausencia de acoplamiento y con la función de ingestión I propuesta, la Ecuación (3.2) es una ecuación de reacción-difusión equivalente a la ecuación de Fisher [140]. En este sentido, usando condiciones iniciales y de contorno apropiadas, la población de semillas dispersándose debería comportarse como un frente de onda viajero con una velocidad definida dada por el coeficiente de difusión y la tasa de crecimiento lineal de $I(u)$.

Queremos estudiar, entonces, la existencia de tales ondas en el sistema acoplado completo y, eventualmente, encontrar que el frente de vegetación $f(x, t)$ avanza también como un frente de onda en el espacio. Para proceder con el análisis, consideramos formas específicas de las diferentes funciones involucradas. Para la dinámica propia de las plantas consideramos una tasa de crecimiento proporcional a su fuente, las semillas depositadas disponibles, s , una tasa de crecimiento intrínseca r_f y una saturación caracterizada por una capacidad de carga k_f :

$$F(f, s) = r_f s(x, t) (k_f - f(x, t)). \quad (3.6)$$

Observemos que (3.6) provee una reproducción neta de f proporcional a su fuente s .

El análisis de estas ecuaciones diferenciales requieren aproximaciones analíticas que discutiremos en las siguientes secciones.

3.2 Método de Laplace

La dificultad del análisis de estas ecuaciones reside en resolver la integral que contiene la ecuación de u . No podemos resolver esta integral exactamente, pero sí podemos acercarnos a su solución.

Consideremos primero un escenario simplificado en el cual la dinámica de la población inmóvil de plantas f ocurre más lentamente que la de las semillas dispersadas u . Esta hipótesis (que luego relajaremos, encontrando similares resultados) nos permite considerar a f como un parámetro, de manera que el término de ingestión I sea solo función de $u(x, t)$. Busquemos soluciones de ondas viajeras de manera usual. Consideremos el cambio de variables a un sistema que se mueve con la onda con velocidad c : $z = x + ct$, $x - x' = z - z' - c\tau$. La ecuación para las semillas dispersadas $u(x, t)$ se convierte en:

$$-cu'(z) = ru(z)(k_u - u(z)) + Du''(z) - \alpha \int \frac{e^{-\frac{(z-z'-c\tau)^2}{4D\tau}}}{\sqrt{4\pi D\tau}} u(z') (k_u - u(z')) dz', \quad (3.7)$$

donde r_u y la dependencia con f fueron absorbidas en los parámetros r y α sin perder

generalidad. Esta ecuación no puede resolverse analíticamente, pero podemos realizar un análisis perturbativo para obtener una solución aproximada. Usamos la *Fórmula asintótica de Laplace* [141], la cual consiste en una aproximación asintótica de integrales de la forma:

$$\int_b^a e^{-\lambda h(x)} \phi(x) dx \quad (3.8)$$

donde $h(x)$ es real y $\lambda = (4D\tau)^{-1}$, y tiende a ∞ cuando τ tiende a 0. Haciendo la analogía con nuestra integral, fijando $k_u = 1$:

$$h(x) = (z + c\tau - x)^2, \quad (3.9)$$

$$\phi(x) = u(x)(1 - u(x)). \quad (3.10)$$

Fue observado por Laplace que, si $\lambda \gg 1$, la mayor contribución al valor de la integral viene del entorno del mínimo de $h(x)$: $x_0 = z + c\tau$. Podemos encontrar una función creciente y suave ψ que satisfaga $\psi(0) = 0$, $\psi'(x) > 0 \forall x \in \mathbb{R}$, tal que $h(x) = h(x_0) + \psi(x)^2 = \psi(x)^2$ siendo $\psi(x) = -(z + c\tau) + x$, $\psi'(x) = 1$ y $\phi_1(u) = \frac{\phi(x)}{\psi'(x)} = \phi_1$ [141]. Con el cambio de variable $u = \psi(x)$ queda:

$$\int_b^a e^{-\lambda(h(x_0)+u^2)} \phi_1(u) du \sim e^{-\lambda h(x_0)} \sum_{n=0}^{\infty} \frac{\Gamma\left(\frac{2n+1}{2}\right) \psi_0^{2n}(0)}{(2n)! \lambda^{\frac{2n+1}{2}}}, \quad (3.11)$$

donde $\lambda \rightarrow \infty$ y utilizamos el desarrollo asintótico:

$$e^{-\lambda x^2} \sim \sum_{n=0}^{\infty} \frac{\Gamma\left(\frac{2n+1}{2}\right) \delta^{2n}(x)}{(2n)! \lambda^{\frac{2n+1}{2}}}. \quad (3.12)$$

Llamemos $I(\lambda) = \int_{-\infty}^{+\infty} e^{-\lambda h(x)} \phi(x) dx$, donde $\lambda = (4D\tau)^{-1}$ y $\lambda \rightarrow \infty$. Nuestro λ tiende a infinito cuando τ tiende a 0, y ese es el caso que nos va a interesar. Entonces, tenemos que $h(x)$ es $h(x) = (z + c\tau - x)^2 = x^2 - 2x(z + c\tau) + (z + c\tau)^2$, cuyo mínimo está en $x_0 = z + c\tau$. Por lo tanto, $h(x) = \overset{0}{h(x_0)} + \psi(x)^2$, $\psi(x) = -(z + c\tau) + x$, $\psi'(x) = 1$ y, por lo tanto, $\phi_1(u) = \frac{\phi(x)}{\psi'(x)} = \phi_1(\psi = 0) = \phi_1(x = z + c\tau)$, con $x = z'$. Entonces, aproximamos nuestra integral $I(\lambda)$ por:

$$I(\lambda) \sim \underbrace{e^{-\lambda h(x_0)}}_1 \sum_{n=0}^{\infty} \frac{\Gamma\left(\frac{2n+1}{2}\right) \phi_1^{2n}(0)}{(2n)! \lambda^{\frac{2n+1}{2}}} = \frac{\Gamma\left(\frac{1}{2}\right) \phi_1(0)}{\lambda^{\left(\frac{1}{2}\right)}} + \frac{\Gamma\left(\frac{3}{2}\right) \phi_1''(0)}{2\lambda^{\left(\frac{3}{2}\right)}} + \dots \quad (3.13)$$

Reescribimos entonces la integral de (3.7) (llamémosla J) en términos de $I(\lambda)$:

$$\begin{aligned}
 J &= \frac{1}{\sqrt{4D\pi\tau}} I(\lambda) \sim \\
 &\sim \frac{1}{\sqrt{4D\pi\tau}} (\sqrt{\pi}\phi_1(z+c\tau)\sqrt{4D\tau} + \frac{\pi}{4}\phi_1''(z+c\tau)(4D\tau)^{\frac{3}{2}} + \dots) \\
 &= \phi_1(z+c\tau) + D\tau\phi_1''(z+c\tau) + \dots \\
 &= u(z+c\tau)(1-u(z+c\tau)) \\
 &+ D\tau((1-2u(z+c\tau))u''(z+c\tau) - 2(u'(z+c\tau))^2) + \dots
 \end{aligned} \tag{3.14}$$

Evaluemos las derivadas:

$$\frac{d(u(z')(1-u(z')))}{dz'} = u' - 2uu', \tag{3.15}$$

$$\frac{d(u' - 2uu')}{dz'} = u'' - 2(u')^2 - 2uu'' = u''(1-2u) - 2(u')^2. \tag{3.16}$$

Usando la resolución aproximada de Laplace en la ecuación de u , nos queda finalmente la ecuación diferencial ordinaria siguiente:

$$\begin{aligned}
 -cu'(z) &= Du''(z) + ru(z)(1-u(z)) - \alpha[u(z+c\tau)(1-u(z+c\tau)) \\
 &+ D\tau((1-2u(z+c\tau))u''(z+c\tau) - 2u'(z+c\tau)^2)].
 \end{aligned} \tag{3.17}$$

Aproximamos el comportamiento de u cerca de uno de sus equilibrios, 0, linealizando la Ecuación (3.17), reduciéndose a:

$$-cu'(z) = Du''(z) + ru(z) - \alpha u(z+c\tau) - \alpha D\tau u''(z+c\tau) \tag{3.18}$$

Proponemos como solución de esta ecuación una función exponencial de la forma $u = Ae^{\lambda z}$, lo cual nos permite obtener una ecuación característica trascendente. Podemos aproximar la exponencial dependiente de τ para valores pequeños de retardo, que es la situación correspondiente al desarrollo asintótico llevado a cabo en el término integral. Si hacemos, entonces, un desarrollo de Taylor para τ a primer orden (y hasta orden 2 en λ), obtenemos la siguiente ecuación característica:

$$\lambda^2 D(1 - \alpha\tau) + \lambda c(1 - \alpha\tau) + r - \alpha = 0. \tag{3.19}$$

Del discriminante de la Ecuación (3.19) nos queda la siguiente relación entre c y τ :

$$c = 2\sqrt{\frac{D(r - \alpha)}{1 - \alpha\tau}}. \tag{3.20}$$

La relación entre c y τ dada por la Ecuación (3.20) es creciente y diverge en $\tau = \frac{1}{\alpha}$. Dado que el desarrollo a primer orden resulta en una relación divergente, consideramos ahora hasta segundo orden en la expansión de Taylor de la exponencial para valores de τ pequeños y nos queda la siguiente ecuación característica:

$$D\lambda^2 + r + c\lambda - \alpha(1 + c\tau\lambda + D\tau\lambda^2 + \lambda^2\frac{c^2}{2}\tau^2 + Dc\tau^2\lambda^3) = 0, \quad (3.21)$$

de donde, reacomodando los términos según el orden de λ , tenemos:

$$\underbrace{-\alpha Dc\tau^2}_{a}\lambda^3 + \underbrace{(D - \alpha D\tau - \alpha\frac{c^2}{2}\tau^2)}_{b}\lambda^2 + \underbrace{c - \alpha c\tau}_{c}\lambda + \underbrace{r - \alpha}_{d} = 0. \quad (3.22)$$

La relación entre la velocidad de la onda c y el retardo τ se desprende del discriminante de la solución de la Ecuación (3.22), en este caso dado por $18abcd - 4b^3d + b^2c^2 - 4ac^3 - 27a^2d^2$. La relación entre c y τ está dada por:

$$\begin{aligned} & -18\alpha Dc\tau^2(D - \alpha D\tau - \alpha\frac{c^2}{2}\tau^2)c(1 - \alpha\tau)(r - \alpha) \\ & -4(D - \alpha D\tau - \alpha\frac{c^2}{2}\tau^2)^3(r - \alpha) \\ & + (D - \alpha D\tau - \alpha\frac{c^2}{2}\tau^2)^2(c - \alpha c\tau)^2 + 4\alpha Dc\tau^2(c - \alpha c\tau)^3 \\ & -27(-\alpha Dc\tau^2)^2(r - \alpha)^2 = 0 \end{aligned} \quad (3.23)$$

La Figura 3.2 muestra la relación entre c y τ utilizando la aproximación de la fórmula de Laplace desarrollada hasta acá, y los casos particulares del desarrollo de la función exponencial de la ecuación característica hasta orden 1 (curva negra) y hasta orden 2 (curva roja) en τ . En particular, usamos los valores $\alpha = 0.5$, $D = 1$ y $r = 1$. Puede verse en la Figura 3.2 que hay una dependencia creciente, dando ondas más rápidas para valores más grandes del retardo, indicando un incremento en la velocidad debido a la mediación de los animales en el proceso de dispersión. Observemos también dos límites que pueden ser calculados exactamente: por un lado, $\tau \rightarrow 0$, cuando el propagador de difusión tiende a una delta de Dirac $\delta(\tau)$, caso en el cual la integral puede evaluarse exactamente y, por otro lado, $\tau \rightarrow \infty$, caso en el cual queda la ecuación de Fisher en (3.2) y $c = 2\sqrt{rD}$. Notemos que las ondas que encontramos son más lentas que las que corresponden al movimiento de los agentes dispersores pero más rápidas que el límite de deposición inmediata de las semillas. En la Sección 3.3 analizamos otra aproximación analítica a la solución, la cual provee resultados similares.

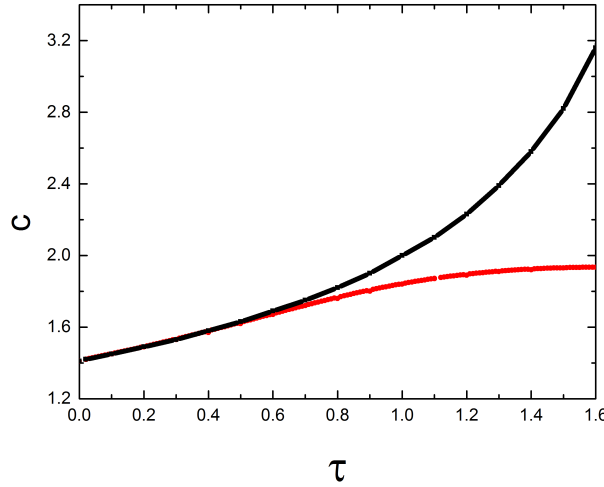


Figure 3.2: Relación entre c y τ considerando la aproximación de la fórmula de Laplace en la ecuación de la dinámica de u . La curva negra corresponde a una aproximación de orden 1 en τ durante el desarrollo de la resolución, y la curva roja corresponde a orden 2 en τ . Las dos son crecientes con τ , pero la primera diverge y la segunda tiende asintóticamente al valor $c = 2$.

3.3 Método de iteración

Otra manera de abordar analíticamente la resolución de la Ecuación (3.2) es usar la técnica de iteración [142, 143], mediante la cual se encuentran frentes de onda como solución para ecuaciones de este tipo. En estos trabajos se demuestra que existen estas soluciones mientras que τ y c cumplan cierta relación expuesta en el Teorema 3.2, citado a continuación [143].

Teorema 3.2: Dada la ecuación siguiente:

$$\frac{\partial w}{\partial t} = D_m \frac{\partial^2 w}{\partial x^2} - d_m w + \delta \int_{-\infty}^{+\infty} \frac{e^{-\frac{(x-y)^2}{4D\tau}}}{\sqrt{4\pi D\tau}} r w(t-\tau, y) (1 - \beta w(t-\tau, y)) dy, \quad (3.24)$$

(i) para todo $c \geq 2\sqrt{D_m(r-d_m)}$, independientemente del valor de $\tau \geq 0$, la Ecuación (3.24) siempre tiene como solución un frente de onda con velocidad c conectando 0 y $(r-d_m)/r\beta$, y

(ii) para todo $c \in (0, 2\sqrt{D_m(r-d_m)})$, la Ecuación (3.24) también admite un frente de onda con velocidad c conectando 0 y $(r-d_m)/r\beta$ siempre que se cumpla la relación siguiente:

$$\tau \geq \frac{2D_m}{c^2[1 - D_I/(2D_m)]} \ln \left(\frac{r}{\frac{c^2}{4D_m^2} + d_m} \right). \quad (3.25)$$

Para conveniencia del lector, en el Apéndice A mostramos algunos de los pasos de la demostración del teorema anterior [143], de lo cual se desprende la relación entre c y τ que mostramos en (3.25). La demostración de ese teorema involucra la construcción de una sucesión de funciones que son soluciones aproximadas de la ecuación

íntegro-diferencial con retardo, y provee una manera de probar la existencia de ondas viajeras. Aplicando el procedimiento descrito en ese trabajo para nuestra ecuación, suponemos que existe una solución de tipo onda viajera y buscamos la relación que debe satisfacer la velocidad de la onda c y el retardo τ . Para esto, proponemos el cambio de variable $u(t, x) = \phi(x + ct)$ y lo reemplazamos en nuestra ecuación:

$$c\phi'(t) = r\phi(t) + D\phi(t)'' - \alpha \int_{-\infty}^{+\infty} \frac{e^{\frac{-x'^2}{4D\tau}}}{\sqrt{4\pi D\tau}} \phi(t - c\tau - x') dx',$$

$$x' = x + c\tau. \quad (3.26)$$

Proponemos $\phi(t) = Ae^{\lambda t} \rightarrow \phi'(t) = A\lambda e^{\lambda t} \rightarrow \phi''(t) = A\lambda^2 e^{\lambda t}$ y la reemplazamos en la ecuación usando que

$$\int_{-\infty}^{+\infty} e^{-\lambda y} e^{\frac{-y^2}{4D\tau}} dy = 2e^{D\lambda^2\tau} \sqrt{\pi D\tau}.$$

Procediendo análogamente al trabajo ya citado, en nuestro caso queda la siguiente ecuación característica, de donde se desprende la relación entre c y τ :

$$c\lambda = r + D\lambda^2 - \alpha e^{-\lambda c\tau + D\lambda^2\tau} \quad (3.27)$$

$$\Delta(\lambda) = \underbrace{D\lambda^2 + r - c\lambda}_{h(\lambda)} - \underbrace{\alpha e^{D\lambda^2\tau - \lambda c\tau}}_{g(\lambda)}. \quad (3.28)$$

El máximo de $h(\lambda)$ está dado por $2D\lambda - c = 0$ y vale $\lambda = c/(2D)$. Evaluando h y g en ese punto, $h(\frac{c}{2D}) = r - \frac{c^2}{4D}$ y $g(\frac{c}{2D}) = \alpha e^{\frac{-c^2\tau}{4D}}$. Igualando ambas:

$$r - \frac{c^2}{4D} = \alpha e^{\frac{-c^2\tau}{4D}} \Rightarrow \tau = \frac{4D}{c^2} \ln \left(\frac{4D\alpha}{4Dr - c^2} \right). \quad (3.29)$$

El método iterativo nos permitió, usando un procedimiento distinto del presentado en la sección anterior, aproximar la solución de la ecuación que describe la dinámica de u con una onda viajera y encontrar una relación entre τ y c . La Figura 3.3 muestra en azul la relación obtenida con este método. La curva roja corresponde a la relación entre c y τ que encontramos siguiendo el procedimiento de la sección anterior. En este caso particular, el parámetro α se fijó en 0.5 y D en 1.

Podemos observar que, para valores chicos de τ , las dos curvas coalescen y, a medida que el valor de τ crece, esta similitud se pierde. Recordemos que en el método de Laplace usamos una aproximación para valores de τ pequeños, con lo cual tiene sentido que las aproximaciones analíticas se correspondan especialmente para valores chicos de este parámetro. Más allá de la diferencia, la relación entre c y τ es creciente en ambos casos; a medida que el retardo es más grande, la velocidad de la onda es mayor, alcanzando un límite dado por el valor de los parámetros.

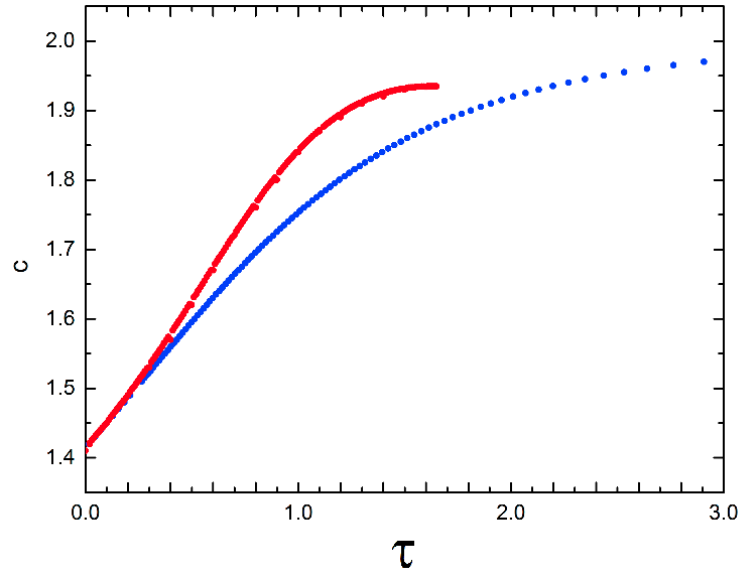


Figure 3.3: Relación entre c y τ obtenida mediante el método de iteración (curva azul). También incluimos la relación dada por la resolución con el método de Laplace descrito en la sección anterior (curva roja). El parámetro α se fijó en 0.5 y D en 1.

3.4 Simulaciones del modelo de dispersión de semillas

En este capítulo hemos presentado un modelo de ecuaciones diferenciales acopladas que describe la dinámica de la dispersión de semillas propiciada por el movimiento de animales. Los animales se mueven en un sustrato del cual obtienen alimento y, en el cual, nuevas semillas germinarán con cierta probabilidad en los sitios visitados por los animales. Este modelo fue abordado mediante aproximaciones analíticas, pero no podemos resolver las ecuaciones de manera exacta. Además, las ecuaciones fueron resueltas en 1D mientras que, el sistema que queremos representar tiene, al menos, 2 dimensiones (teniendo en cuenta que *D. gliroides* puede elevarse algunos metros trepando en la vegetación). Complementariamente al modelo de ecuaciones que describimos, entonces, desarrollamos un modelo de simulación sencillo de dispersión de semillas. En la Sección 3.4.1 mostramos los resultados de las simulaciones del modelo en 1D y, en la Sección 3.4.2, los correspondientes al modelo en 2D.

3.4.1 Simulación en 1D

El modelo consiste en un arreglo unidimensional de N sitios en los que se ubican las plantas (los frutos). Le llamaremos f a este vector cuyos elementos representan las plantas. Los sitios pueden contener una planta o estar vacíos y, en cada paso, cada sitio ocupado genera una semilla con probabilidad r que comienza a moverse. El sitio que ya estaba ocupado por una planta no se abandona: en el futuro puede seguir

produciendo frutos cuyas semillas comiencen a dispersarse. El valor temporal en que nace una semilla se registra y, en cada paso temporal, esa semilla difunde: se mueve hacia la izquierda o hacia la derecha con probabilidad $p = 1/2$. Luego de τ pasos temporales posteriores al nacimiento de cada semilla, esta dejará de dispersarse y, si el sitio en que se encuentra está vacío, se depositará. En ese sitio, que se mapea en f , nacerá con probabilidad g una nueva planta que, a tiempo siguiente, puede comenzar a producir semillas con probabilidad r . Si el sitio ya se encuentra ocupado por una planta, la nueva semilla no tiene probabilidad de germinar en ese sitio. La condición inicial de este sistema consiste en una cantidad pequeña de sitios ocupados en f en el extremo izquierdo. Este modelo reproduce esencialmente la misma dinámica que la de las ecuaciones diferenciales de la Sección 3.1 ¹.

Para poder comparar los resultados de este modelo basado en simulaciones con los obtenidos con el modelo analítico, queremos conocer cómo se modifica la cantidad de sitios ocupados en f a lo largo del tiempo y medir la velocidad de propagación c de dicho avance para distintos valores de τ , una vez alcanzado un régimen estacionario.

La Figura 3.4 ilustra cómo avanza el frente de onda de vegetación para diferentes tiempos ($t = 1$, $t = 50$, $t = 90$ y $t = 120$) y un valor fijo $\tau = 5$ promediado en 5000 realizaciones. Podemos observar cómo avanza el frente de onda de vegetación ocupando cada vez más sitios hacia la derecha. En esos sitios, entonces, habrá frutos disponibles para ser dispersados por animales. Este avance alcanzará un régimen estacionario, es decir, la velocidad c con que se mueve el frente hacia la derecha será constante a partir de cierto tiempo. Este tiempo depende de las configuraciones elegidas (valor de los parámetros y condiciones iniciales), por lo que en cada configuración establecida nos aseguramos que el sistema alcance el comportamiento estacionario.

La Figura 3.5 muestra la relación entre la velocidad del frente de onda c en función de τ . Incluimos los resultados para distintos valores del parámetro r ($r = 0.005$ en rojo, $r = 0.01$ en azul y $r = 0.05$ en negro) y el valor de g fijo en 1. Las curvas con línea punteada corresponden a una modificación en el movimiento difusivo: la semilla no necesariamente se mueve a derecha o a izquierda en cada paso sino que, con igual probabilidad, puede quedarse en el sitio que ocupaba. Podemos observar que, en concordancia con el modelo de ecuaciones, la dependencia entre la velocidad con que se mueve el frente de vegetación es creciente y convexa con el valor del retardo τ y de r .

¹Debemos tener en cuenta que la notación que usamos en este modelo (variable f y parámetros r , g y τ), si bien son representativos de las cantidades asociadas al modelo presentado en la sección anterior, no son iguales.

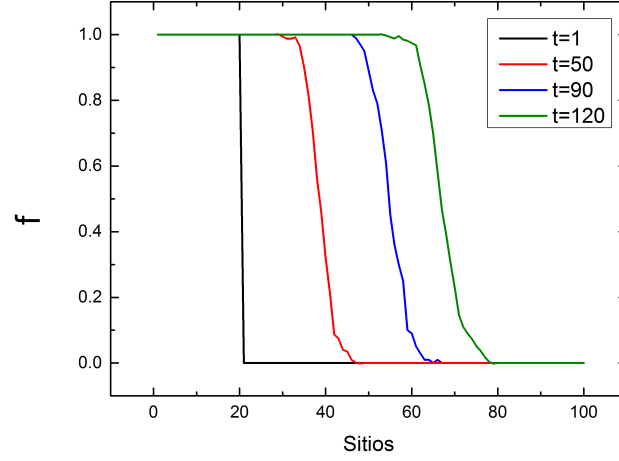


Figure 3.4: Avance del frente de onda de vegetación f para distintos valores temporales a modo de ilustración correspondiente a la simulación en 1D. Incluimos la onda para valores temporales $t = 1$, $t = 50$, $t = 90$ y $t = 120$ dado un valor fijo $\tau = 5$ promediado en 5000 realizaciones.

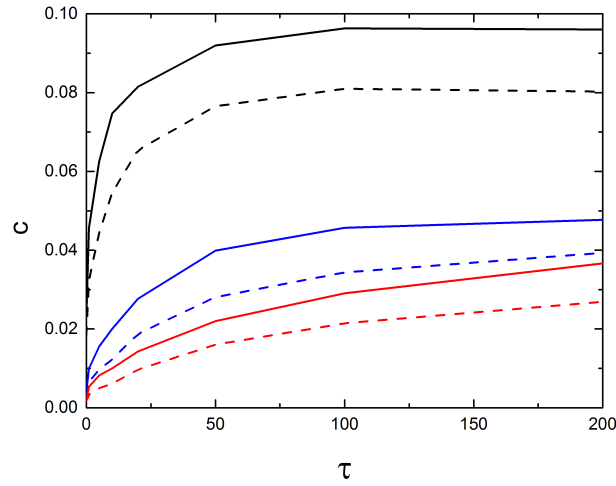


Figure 3.5: Velocidad del frente de onda de vegetación f del modelo en 1D para distintos valores de τ y del parámetro r ($r = 0.05$ en negro, $r = 0.01$ en azul y $r = 0.005$ en rojo), para un valor fijo de la probabilidad de germinación $g = 1$. Las curvas con línea punteada corresponden a una modificación en el movimiento difusivo: la semilla no necesariamente se mueve a derecha o a izquierda en cada paso sino que, con igual probabilidad, puede quedarse en el sitio que ocupaba.

3.4.2 Simulación en 2D

Recordemos que este modelo basado en simulaciones lo desarrollamos no solo para reproducir en 1D los resultados hallados mediante las aproximaciones analíticas, sino también para explorar el comportamiento del frente de vegetación en un sistema en 2D.

En este modelo en 2D, en cada paso temporal el individuo puede moverse en la grilla hacia adelante, atrás y hacia los costados con igual probabilidad. Los parámetros son los mismos que en el modelo en 1D: la probabilidad de germinación g , probabilidad de que cada sitio genere una semilla que comienza a dispersarse r , y el tiempo de espera entre que una semilla comienza a dispersarse y se deposita, τ . Queremos estudiar cuál es la relación entre la velocidad del incremento de sitios ocupados en función de τ evaluando la diferencia de la cantidad de sitios ocupados en dos valores temporales diferentes habiendo alcanzado un comportamiento estacionario.

La Figura 3.6 muestra la relación entre la velocidad de avance de sitios ocupados por plantas para distintos valores de τ . Análogamente a los resultados obtenidos con el modelo de ecuaciones diferenciales y con las simulaciones en 1D, observamos que la velocidad aumenta con el incremento del retardo. También observamos que dicho aumento ocurre más rápidamente si el valor de r es mayor. En este gráfico en particular, fijamos el valor del parámetro de germinación g en 1, con resultados similares para tasas menores.

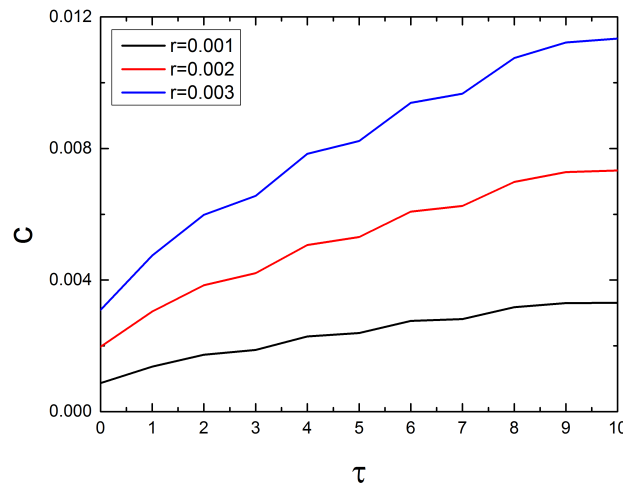


Figure 3.6: Relación entre la velocidad c de propagación de plantas en función de τ correspondiente a la simulación en 2D. Fijamos el valor de g en 1 e incluimos las curvas correspondientes a distintos valores de r . Este gráfico es el resultado de promediar los valores de velocidad en 5000 realizaciones.

La Figura 3.7 muestra cómo aumenta la velocidad de ocupación de sitios (plantas) en el espacio de dos dimensiones a medida que aumenta τ para distintos valores de g

y $r = 0.001$ fijo. Como esperábamos, el aumento se da más rápidamente cuanto mayor es la tasa de germinación.

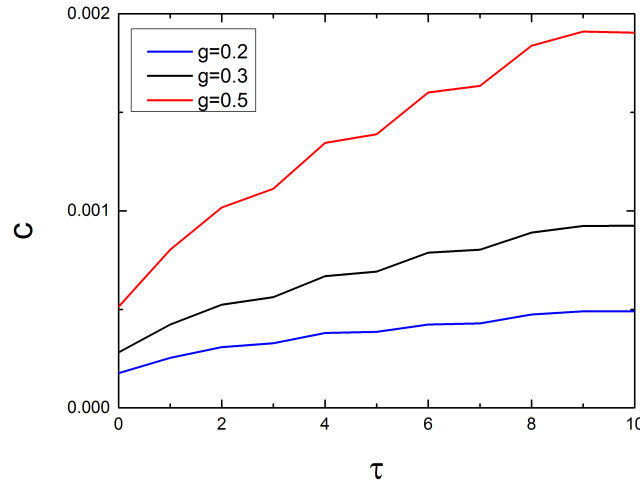


Figure 3.7: Relación entre la velocidad c de ocupación de sitios (plantas) en el espacio de dos dimensiones a medida que aumenta τ para distintos valores de g y $r = 0.001$ fijo. Estas curvas son el resultado del promedio de 1000 realizaciones y corresponden a la simulación en 2D.

En la Figura 3.8 mostramos el diagrama de fase que corresponde a considerar la velocidad de ocupación de plantas en el arreglo bidimensional de sitios para distintos valores de los parámetros g y r ($\tau = 5$). La escala de colores indica la velocidad de propagación. Observamos que la región de parámetros de mayor intensidad de color coincide con los máximos de g y r . La condición inicial de esta configuración consistió en un pequeño bosque de 10×10 sitios ocupados en el centro, y el diagrama de fase es resultado de considerar 100 realizaciones. A modo de comparación, la Figura 3.9 muestra el diagrama de fase análogo con $\tau = 10$. Utilizamos la misma escala de colores que en la Figura 3.8, lo que permite observar que, para los mismos valores de r y g , en el caso con τ mayor se alcanzan mayores velocidades (extremo derecho superior de las figuras), consecuentemente con los resultados ya encontrados.

Por otro lado, este modelo supone un retardo asociado al tiempo que tarda el animal en depositar la semilla ingerida. Sin embargo, la dinámica del sistema tiene otro retardo que no consideramos hasta ahora: incorporamos a la simulación un retardo temporal asociado al período de germinación de las plantas. En los modelos que mostramos en este capítulo, la germinación ocurre en un proceso instantáneo: al siguiente paso temporal de ser depositada, la planta puede germinar o no con cierta probabilidad e, inmediatamente, es capaz de producir una semilla que puede dispersarse. Esto en el escenario biológico no ocurre de esta manera; los tiempos de germinación son mucho mayores que los de dispersión. Incorporando en la simulación un retardo temporal asociado a la germinación, obtuvimos resultados análogos a los observados en el caso de un solo retardo. Esto es esperable: lo que hace el nuevo retardo es demorar la

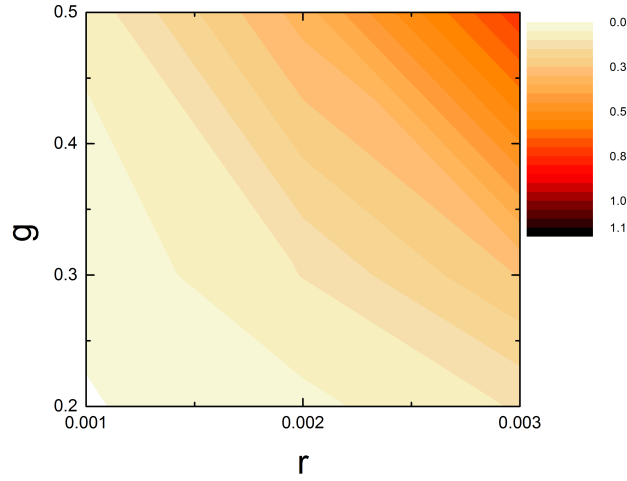


Figure 3.8: Velocidad de propagación para distintas combinaciones de los parámetros g y r con $\tau = 5$ en la simulación en 2D promediada en 100 realizaciones. La escala de colores ascendente en intensidad ilustra el aumento en la velocidad de propagación.

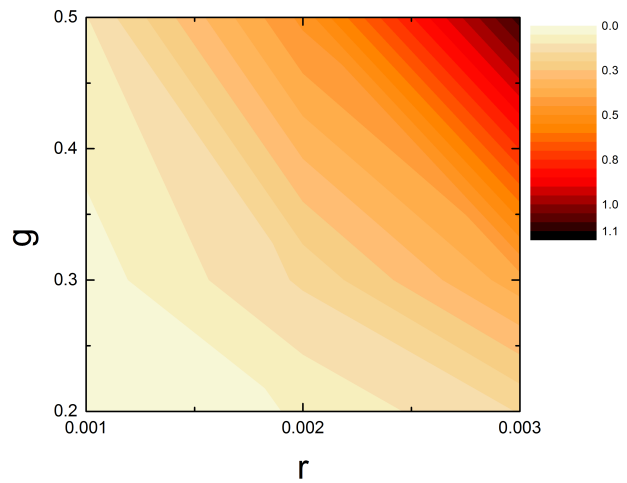


Figure 3.9: Velocidad de propagación para distintas combinaciones de los parámetros g y r con $\tau = 10$ en la simulación en 2D promediada en 100 realizaciones. La escala de colores ascendente en intensidad ilustra el aumento en la velocidad. Respecto de la Figura 3.8 observamos que la velocidad alcanzada para la misma combinación de parámetros en este caso es mayor, dado que el retardo lo es, consecuentemente con los resultados encontrados con los métodos anteriormente descritos.

llegada del sistema a un estado estacionario en el cual la velocidad con que germinan plantas en nuevos sitios se estabiliza pero, una vez alcanzada, su dependencia con los parámetros del sistema son análogos al caso en que se tiene un solo retardo τ . A modo de ejemplo, la Figura 3.10 muestra cómo aumenta la velocidad en el caso original con un solo retardo (asociado al tiempo que la semilla se está dispersando hasta depositarse) y en el caso de dos retardos (habiendo incorporado el retardo en la germinación de nuevas plantas) en función de τ . En esta figura, $r = 0.002$ y $g = 0.5$. El nuevo retardo está fijo en 100 pasos temporales.

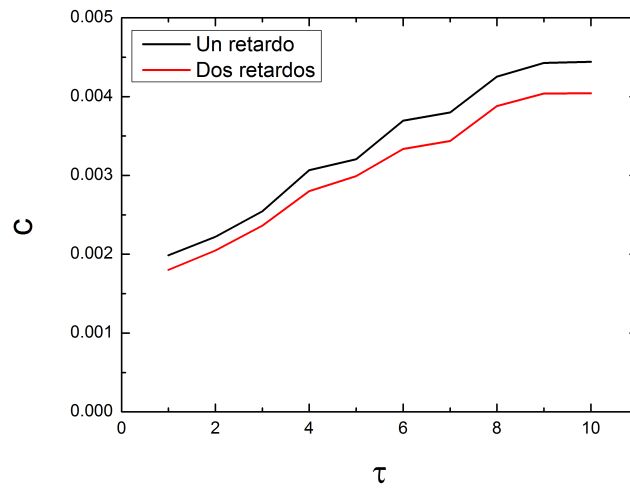


Figure 3.10: Comparación de la velocidad con que avanza el frente de vegetación en el modelo en 2D con un solo retardo (curva negra) y con dos retardos (curva roja) para un caso particular de parámetros: $r = 0.002$, $g = 0.5$, y el nuevo retardo está fijo en 100 pasos temporales.

3.5 Discusión

En este capítulo presentamos un modelo de ecuaciones diferenciales con retardo para estudiar la dinámica de la dispersión de semillas mediada por animales, y un modelo de simulaciones desarrollado para comparar los resultados con los encontrados en la resolución del modelo continuo, ya que éste no puede resolverse exactamente. Sin embargo, existen distintas herramientas analíticas para encontrar una descripción aproximada y confiable del comportamiento del sistema. Aproximamos las ecuaciones utilizando 2 métodos diferentes: el método de Laplace y el método de iteración, detallados en las Secciones 3.2 y 3.3, respectivamente. En ambos casos encontramos que la vegetación se comporta como un frente de onda que avanza con una velocidad que, una vez alcanzado el régimen estacionario, tiene una dependencia creciente con el valor del retardo. Si el animal demora más tiempo en depositar las semillas, el frente de vegetación avanza más rápido. Mientras “demora”, el animal se está moviendo (está difundiéndose, en este

caso), conquistando nuevos lugares para la deposición, permitiendo que el frente de vegetación se extienda más lejos en el espacio.

Encontramos el mismo comportamiento en los modelos simulados en 1 y 2 dimensiones, los cuales presentamos en las Secciones 3.4.1 y 3.4.2. Desarrollamos estos modelos con el objetivo de recrear la dinámica en el que basamos el modelo de ecuaciones diferenciales, encontrando la misma dependencia de la velocidad de avance del frente con el retardo. Este modelo nos permitió, además, plantear la dinámica en 2 dimensiones, y agregar un retardo asociado al tiempo que demoran las semillas en germinar.

Recuperando la frase “El proceso de dispersión involucra dos pasos fundamentales: remover los frutos de la planta materna y depositar las semillas en un sitio diferente”, contenida en la introducción de esta tesis, consideramos que hemos enfocado los modelos en ambos aspectos de la dispersión. En el Capítulo 2 focalizamos el estudio en el proceso de remoción de frutos usando distintas estrategias y, en el presente capítulo, en el proceso de deposición de semillas. Los modelos teóricos como los presentados en esta tesis permiten recrear escenarios en los que es posible conocer más sobre la dinámica del sistemas complejo que queremos estudiar.

4

Desarrollo de un sistema de monitoreo del movimiento animal

Para que una tecnología sea exitosa, la realidad debe prevalecer sobre las relaciones públicas, porque a la naturaleza no se la puede engañar.

– R. Feynman

4.1 Motivación

Existen en el bosque andino patagónico animales que desempeñan papeles ecológicos clave en biomas con faunas empobrecidas. Como detallamos en la Sección 1.2 del Capítulo 1, este parece ser el caso del marsupial sudamericano *D. gliroides* [35, 37, 38], el único representante vivo del orden Microbiotheria. Este pequeño animal arbóreo es endémico de la porción norte (a 41° S) del bosque templado de la Patagonia [144, 145]. En estos bosques *D. gliroides* es considerado un “arquitecto ecológico” [146] porque es capaz de determinar la distribución espacial de al menos 16 especies de plantas, incluyendo el muérdago *T. corymbosus*. A su vez, esta planta florece en invierno y es una fuente crucial de recursos para el picaflor *Sephanoides sephaniodes*, uno de los principales polinizadores del bioma [11, 36, 147]. Conocer más acerca de la biología básica de *D. gliroides* resulta clave para tomar medidas de conservación; tanto la tala de bosques y la extracción de leña como la creación de nuevas sendas en el bosque, podría interferir con los movimientos del marsupial y con el uso que hace del hábitat y, como consecuencia, con su actividad como dispersor de semillas [148]. La disrupción de interacciones clave como la de *D. gliroides* y *T. corymbosus* puede tener efectos en cascada y conducir al desmontaje de toda la red de interacción alterando las diversas relaciones entre las especies de la comunidad [35, 149].

La región en la que habita *D. gliroides* tiene la mayor biodiversidad, el mayor número de especies endémicas, la menor proporción de áreas protegidas y la mayor

tasa de perturbación [37, 150, 151]. La biodiversidad de este bosque templado actualmente está amenazada por las tasas más altas de destrucción, fragmentación y degradación jamás experimentadas por este sistema, con más de 120.000 hectáreas de bosques nativos destruidos o degradados anualmente en la región de Chile. En contraste, solo se manejan con técnicas adecuadas entre 2700 y 5000 hectáreas [152, 153]. Se desconoce cómo la perturbación del hábitat puede influir en el comportamiento y en la población de especies como *D. gliroides* y otras con las cuales ésta interactúa. Conocer más acerca de este animal y responder preguntas básicas sobre su biología es importante no solo desde un punto de vista científico, sino también desde una perspectiva práctica, orientada al desarrollo de pautas que favorezcan su conservación. Este animal ha sido clasificado como “casi amenazado” por la IUCN (IUCN 2017), como “vulnerable” en Argentina [41] e “insuficientemente conocido” en Chile (República de Chile 2007).

D. gliroides es un animal nocturno, su peso promedio es 30 gramos y vive en un bosque de densa vegetación. Estas características presentan grandes desafíos a la hora de conocer más acerca de esta especie: la densidad de vegetación dificulta el uso de sistemas de ubicación GPS, el equipamiento que pueden transportar estos animales debe ser extremadamente liviano, y las mediciones deben hacerse por la noche cuando los animales están en movimiento.

En trabajos anteriores se ha intentado monitorear su movimiento. Sin embargo, el error de medición arrojado por los resultados sugiere la necesidad de seguir avanzando en el desarrollo de un sistema de monitoreo más apropiado para este sistema. En Chile se implementaron técnicas de radiotelemetría para determinar *home ranges* de *D. gliroides* [154, 155], pero no ha habido avances en Argentina respecto al desarrollo de un sistema de monitoreo aplicable a esta especie. Existen sistemas de monitoreo animal que utilizan técnicas de radiotelemetría pero resultan extremadamente caros [156] o sistemas que determinan posicionamiento de animales con GPS, que no resultan útiles en ambientes boscosos.

Hasta ahora, en Argentina, para obtener datos de movimiento, uso y selección de hábitat de *D. gliroides* se utilizó la técnica de bobinado de hilo [157], la cual permite recuperar la trayectoria del animal siguiendo el hilo a través de la vegetación. Las bobinas de hilo se adhieren al dorso del animal por medio de adhesivos de contacto y, previo a la liberación de los individuos con bobina, se asegura la punta del hilo a la rama en la que se efectúa la liberación. Sin embargo, esta técnica presenta muchas limitaciones. Por ejemplo, el equipamiento que debe llevar consigo el animal pesa aproximadamente 2.5 gramos, lo cual podría condicionar sus movimientos. Está reportado que el peso máximo tolerable por aves y mamíferos equivale al 5% de su peso corporal [158, 159]. El peso, además, limita el largo del bobinado, que no supera los 100 metros de hilo para esta especie. Además, esta técnica no permite tener información temporal

respecto del movimiento: no podemos determinar cuánto tiempo estuvo en cada sitio ni cuánto tiempo duró la trayectoria completa.

Nuestro trabajo abarcó el diseño, desarrollo, caracterización e implementación de un sistema de rastreo usando técnicas de radiotelemetría aplicable a pequeños animales que viven en el bosque y, en particular, a *D. gliroides*. La técnica que desarrollamos en esta tesis presenta soluciones respecto a las problemáticas que surgen de usar las bobinas de hilo: el equipamiento colocado en el animal pesa 0.65 gramos y la información se recibe en el momento en que se monitorean los movimientos, lo cual permite tener resolución temporal de las mediciones.

El sistema de medición que diseñamos, desarrollamos, caracterizamos e implementamos incluye dos metodologías. La primera consiste en un sistema de medición de potencia de la señal emitida por un transmisor colocado en el animal, que puede asociarse a la distancia a la que se encuentra respecto de tres estaciones de recepción fijas en el bosque. La segunda, complementa esta información determinando el ángulo de arribo de esa señal. Los datos registrados en el bosque son posteriormente procesados por algoritmos de localización que determinan la ubicación del animal para cada tiempo y reconstruyen su trayectoria. En la Sección 4.2 explicamos el método basado en la potencia recibida que emite un transmisor colocado en el animal que sirve para, usando la técnica de trilateración, determinar su posición probable para cada tiempo. En la Sección 4.3, explicamos el método basado en la diferencia de fase de la señal que sirve para, usando la técnica de triangulación, determinar su posición probable para cada tiempo.

La necesidad y aplicación de sistemas de estas características es muy amplia. Existen investigaciones científicas en curso, en el campo de la Ecología, que consisten en el monitoreo de animales. Pocas están desarrolladas en ambientes boscosos como el sitio en el que trabajamos nosotros, y queda aún mucho por conocer acerca de especies que viven en este tipo de hábitats.

4.2 Medición de potencia

En esta sección mostramos la técnica usada en la primera etapa del trabajo experimental, en la que medimos la potencia de la señal emitida por un transmisor colocado en el animal recibida por tres estaciones de recepción. Detallamos esta metodología incluyendo solo algunos de los resultados preliminares obtenidos en diferentes etapas de calibración del sistema y mediciones preliminares.

4.2.1 Equipamiento y metodología

El sistema consiste en un arreglo de 3 estaciones de recepción ubicadas en los bordes del área a monitorear. Cada una cuenta con una antena omnidireccional marca Eiffel que usamos para recibir las señales de frecuencia 150 MHz emitidas por el transmisor colocado en el animal (ver Figuras 4.1 y 4.2), un receptor RTL-SDR (*Software Defined Radio*, ver Figura 4.3) [160, 161], y una unidad de procesamiento portátil. La antena se conecta con el receptor y éste, a su vez, con la unidad de procesamiento. Las tres estaciones reciben simultáneamente los pulsos emitidos por el transmisor colocado en el animal.

Para visualizar y grabar los pulsos adquiridos por cada estación usamos el *software* SDR#; la Figura 4.5 muestra una captura durante una grabación con un transmisor de prueba. Las 3 estaciones de recepción permanecen fijas durante la medición y entre mediciones. Los 3 sitios que usamos en el bosque, además de ser fijos, están georeferenciados por un agrimensor con equipamiento especializado. Los detalles de la disposición espacial de las estaciones los incluimos en la Sección 4.2.2.



Figure 4.1: Antena omnidireccional marca Eiffel fija para 150 MHz.

Cada individuo cuyo movimiento desea monitorearse lleva colocado en su espalda un transmisor de peso menor a 1 gramo de uso autorizado para especies como *D. gliroides*, el cual utiliza una batería que le permite emitir pulsos por un período de hasta dos meses, dependiendo del modelo de batería empleado. Para colocar el transmisor debemos cortarle el pelo al animal en la zona del dorso y colocar pegamento. Una vez que al animal le crece suficientemente el pelo, el transmisor se despegará sólo. Actualmente contamos con transmisores marca Telenax modelo TXA-004G y marca ATS modelo A2426 que transmiten en frecuencias cercanas a 150 MHz. Estos transmisores emiten pulsos periódicos cada 2 o 4 segundos dependiendo de la marca y el modelo y, la duración de cada pulso, es de 20 ms aproximadamente. La Figura 4.4 muestra uno de



Figure 4.2: Antena ubicada en una de las estaciones de recepción en el bosque del Llao Llao. Esta antena queda fija durante la medición, asegurada al suelo con una estaca. El cable conectado a esta antena se conecta a un receptor.



Figure 4.3: Receptor RTL-SDR. Estos receptores reciben señales entre 25 MHz y 1.75 GHz. Nosotros restringimos su recepción a un ancho de banda de 300 KHz alrededor de la frecuencia de transmisión.



Figure 4.4: Transmisor ATS modelo A2426 colocado posteriormente en el animal. En la imagen está ubicado sobre un imán, el cual debe quitarse para que el transmisor comience a emitir pulsos. Estos pulsos se emiten cada 4 segundos y, cada uno, tiene una duración de 18 ms. Su peso es de 0.65 gramos y su batería dura 67 días. Se incluye también un *handy* usado para comunicarnos entre las estaciones de recepción en el bosque.

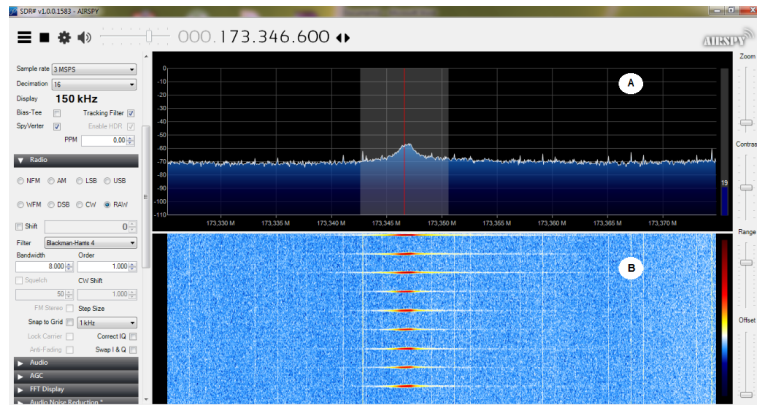


Figure 4.5: Captura del *software* SDR# durante una grabación con un transmisor de prueba emitiendo pulsos en la frecuencia 173 MHz. En el panel de la izquierda se muestran las opciones de configuración. Lo utilizamos para configurar la ganancia con la que se recibe la señal y los modos de grabación, entre otros usos. El valor de frecuencia que se muestra (173.346.600 Hz) es la frecuencia central de los receptores en esta visualización. En el panel A se muestra un pulso del transmisor distinguiéndose del ruido dentro del ancho de banda visualizado. En el panel B se muestra el resumen de los últimos 40 segundos de grabación, en los que se incluyen 9 pulsos del transmisor (uno cada 4 segundos). La intensidad de color está asociada a la intensidad con la que cada pulso se recibe.

estos transmisores. En particular, el transmisor de la figura emite pulsos periódicos cada 4 segundos en la frecuencia 150.461.968 Hz y cada pulso tiene una duración de 18 ms. Su peso es de 0.65 gramos y su batería dura 67 días según los datos de fabricación. Una vez que estos transmisores se activan, la transmisión de pulsos comienza hasta que la batería se agota.

Los pulsos emitidos son recibidos por las tres estaciones de recepción en simultáneo con cierta potencia, la cual depende de la distancia a la que se encuentre el transmisor respecto de cada una. En el espacio libre la potencia recibida por una antena decae con la distancia como r^{-2} . Sin embargo, en los experimentos realizados en el bosque observamos que esta dependencia no se cumple estrictamente. Es posible, de todos modos, realizar una calibración de la relación funcional de la potencia con la distancia, lo cual requiere medir los pulsos emitidos desde, al menos, dos puntos ubicados a distancias conocidas respecto de las antenas [162, 163].

4.2.2 Ensayo en el bosque

Las primeras pruebas metodológicas y de calibración las realizamos en distintos predios del Centro Atómico Bariloche entre julio de 2017 y febrero de 2018. Sin embargo, el sistema debe ser finalmente calibrado en el sitio de medición definitivo.

En marzo de 2018 realizamos la primera medición con *D. gliroides*. Para capturar un individuo, ubicamos en el bosque 30 trampas tipo Tomahawk (30×14×14 cm) cebadas con banana y manzana (ver Figura 4.6) y, a la madrugada siguiente antes del amanecer, las relevamos. El ejemplar de *D. gliroides* capturado es el que mostramos en la foto

de la Figura 4.7. Posteriormente, le colocamos un transmisor Telenax TXA-004G (ver Figura 4.8), y lo liberamos en un punto georeferenciado del bosque.



Figure 4.6: Trampa tipo Tomahawk (30×14×14 cm) cebada con banana y manzana para capturar un ejemplar de *D. gliroides*. Colocamos 30 trampas cebadas en distintos sitios del bosque Llao Llao, las dejamos abiertas durante la noche y, antes del amanecer, las relevamos.



Figure 4.7: Individuo *D. gliroides* capturado al que le colocamos un transmisor.

Nuestro sitio de trabajo está delimitado por una grilla cuadrada de una hectárea previamente georeferenciada por un agrimensur especializado. Esta grilla consiste en 6×6 sitios separados por 20 metros entre sí. La Figura 4.9 muestra un mapa de la grilla en *Google Earth* y la Figura 4.10 es una representación de la anterior, en la que indicamos específicamente algunos puntos relevantes. Colocamos las 3 estaciones de recepción en los sitios A3, D2 y D5 de la grilla de las Figuras 4.9 y 4.10.



Figure 4.8: Colocación del transmisor con pegamento al individuo *D. gliroides* capturado.



Figure 4.9: Grilla ubicada en el bosque del Llao Llao. La grilla es de 6×6 y la distancia que separa X_1 hasta X_6 es de 100 metros, con X desde A hasta F . Visualización de *Google Earth*.

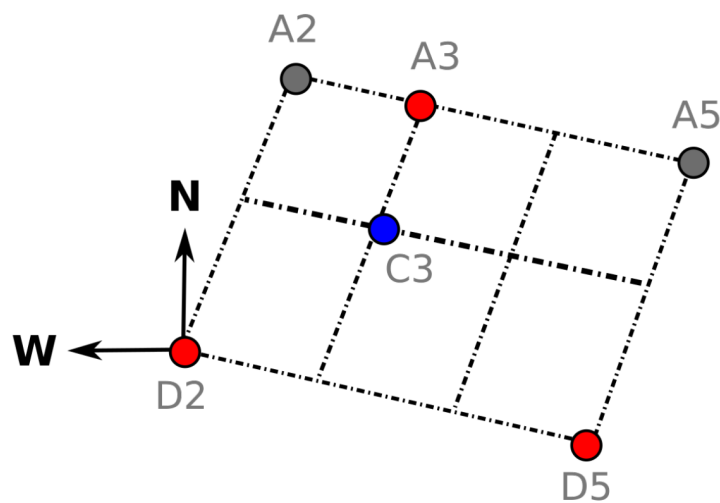


Figure 4.10: Esquema de la grilla ubicada en el bosque del Llao Llao. Las estaciones de recepción las ubicamos en los puntos rojos: A_3 , D_2 y D_5 . El punto marcado en azul, C_3 , es el sitio en el que liberamos al individuo *D. gliroides* con el transmisor colocado.

Monitoreamos los movimientos de *D. gliroides* por la noche dado que tiene mayor actividad que durante el día [113]. Fue parte del protocolo de medición llegar al bosque con las últimas horas de luz para tener mejor visualización al disponer el equipamiento y comenzar las mediciones con oscuridad¹.

Cada noche, previo al monitoreo del animal, realizamos una calibración del sistema. La calibración consiste en asociar, para cada estación de recepción (y, para cada noche) la potencia recibida con la distancia entre el transmisor y cada estación. Los sitios que usamos para calibrar son algunos (siempre los mismos) de los georeferenciados en la grilla de la Figura 4.9: colocamos un transmisor en tres sitios y transmitimos pulsos durante un minuto, recibiendo desde las tres estaciones. En un análisis posterior, asociamos cómo decae la potencia recibida por cada estación en función de la distancia de cada una a esos sitios. Una vez recibidos los pulsos durante el minuto de medición, debemos establecer algún criterio para determinar el valor de la potencia dada la dispersión de los datos. Un criterio posible es elegir el promedio de las potencias recibidas durante el minuto de transmisión; otro, el elegido por nosotros, consiste en elegir el valor máximo de potencia recibido durante ese minuto. Esto supone que el valor máximo obtenido es el más cercano al real dada la influencia que tiene la alta densidad de vegetación sobre la señal. Esto supone también que no hay interferencia constructiva en los valores obtenidos.

La función que mejor ajusta la relación entre la potencia y la distancia depende de cada estación de recepción. Los parámetros de cada ajuste también dependen de cada caso particular. En los resultados que mostramos en esta tesis utilizamos ajustes lineales. La Figura 4.11 muestra, a modo de ejemplo, la potencia recibida por una de las estaciones una noche de calibración emitiendo pulsos desde tres sitios diferentes de la grilla; el eje x corresponde a la distancia entre el transmisor y la antena receptora y, el eje y , muestra el valor de potencia máxima recibida durante el minuto de medición para cada caso.

En este punto hay dos consideraciones que debemos tener en cuenta. La primera es que la potencia se ve afectada por condiciones ambientales como la temperatura y la humedad. Por esta razón, las calibraciones se repitieron todas las noches, registrando también la temperatura. La segunda es que, a medida que la batería se consume, la potencia de la señal emitida también cambia².

La Figura 4.12 muestra en azul el valor promedio de potencia (con su respectiva dispersión) registrado por una de las estaciones para las transmisiones de 1 minuto realizadas con el transmisor de calibración desde un punto georeferenciado de la grilla

¹Con el método descrito en la sección siguiente monitoreamos movimientos durante algunos días, además de las noches.

²Una manera de conocer cómo decae la potencia a medida que la batería se consume es monitorear la potencia transmitida desde el mismo sitio durante varios días hasta que la batería se agote. No realizamos este experimento.

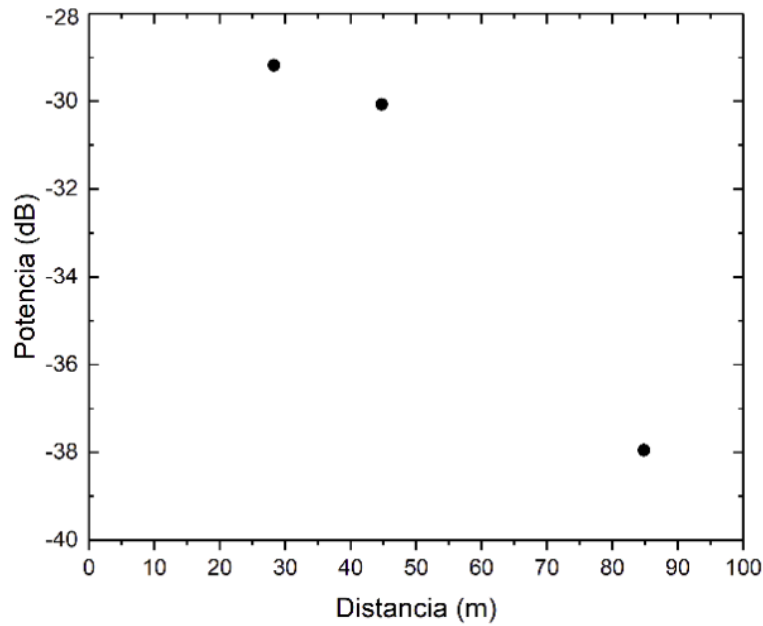


Figure 4.11: Valor máximo de potencia recibido por una de las estaciones de recepción durante un minuto de medición de los pulsos emitidos por el transmisor de calibración desde 3 sitios conocidos.

(C3) correspondientes a 3 días consecutivos.

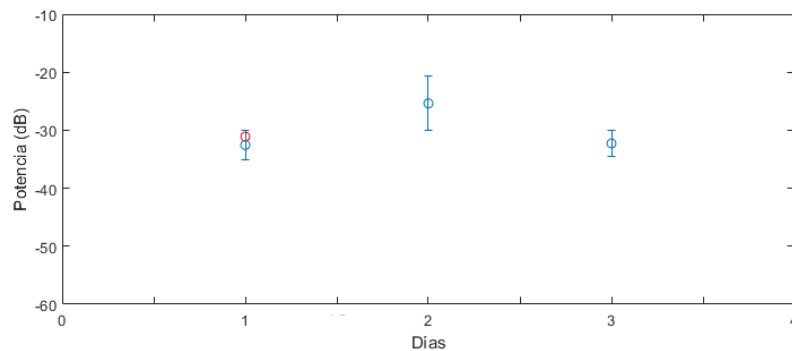


Figure 4.12: Potencia recibida por una de las estaciones de la señal transmitida por el transmisor de calibración (azul) para diferentes días y, a modo de comparación, la potencia recibida de la señal transmitida por el transmisor que luego colocamos en el animal (rojo).

La segunda consideración a tener en cuenta es que, una vez que el transmisor se coloca en el animal, las calibraciones de los días siguientes deben hacerse con otro transmisor. Tenemos que asegurarnos, entonces, que podemos relacionar la potencia de las señales emitidas de ambos transmisores a lo largo de los días. Para esto, previamente a la colocación del transmisor, comparamos su potencia con la del transmisor de calibración: ubicamos ambos transmisores en el sitio C3 y comparamos la potencia recibida desde cada estación. La potencia de la señal recibida por una de las estaciones, emitida por el transmisor que luego colocamos en el animal, corresponde al punto rojo de la Figura 4.12. La similitud entre los valores nos permitió usar el transmisor de prueba como referencia.

Una vez finalizada la calibración, comenzamos a obtener mediciones desde las tres estaciones de recepción simultáneamente. Para esto, usamos *handies* para comunicarnos. Debemos tener en cuenta que la coordinación del comienzo de las mediciones puede no ser exacta, lo cual desfasa entre sí las señales de las tres estaciones. Además, pueden desfasarse porque, eventualmente, una antena (o más de una) puede no detectar todos los pulsos del transmisor. Es necesario, entonces, contar con alguna referencia que nos permita alinear las capturas de las tres estaciones. Para alinear las capturas emitimos durante las grabaciones pulsos con un *handy* en una frecuencia diferente de la del transmisor, pero dentro del ancho de banda capturado por los receptores. La intensidad de estos pulsos y su forma característica hacen que sea fácil diferenciarlos de los pulsos del transmisor.

Utilizando el *software* Matlab importamos y sincronizamos las capturas de las tres estaciones y filtramos el ruido de las señales usando un filtro pasa bajos (tipo Nyquist, el cual se utiliza comúnmente en el filtrado de señales [164, 165]). A modo ilustrativo, la Figura 4.13 muestra la captura de una de las estaciones de recepción correspondiente a una noche de medición: en azul mostramos la señal original y, en rojo, la señal filtrada. Observamos que el ruido de la señal original se reduce notablemente.

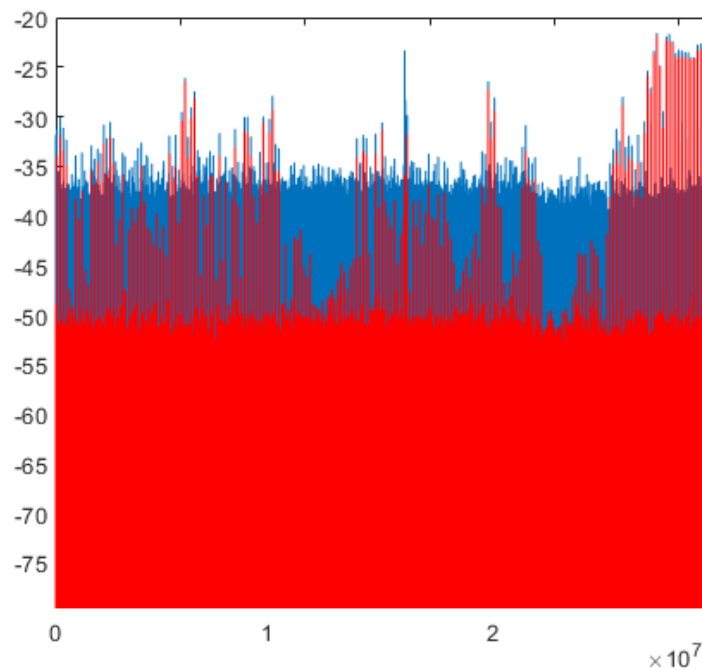


Figure 4.13: Señal medida por una de las estaciones de recepción. En azul se muestra la señal original y, en rojo, la señal filtrada usando el filtro Nyquist.

Una vez filtrada la señal, detectamos los pulsos de transmisión (ver Figuras 4.15 y 4.16) usando diferentes criterios. Estos picos tienen, por ejemplo, un ancho definido y, además, podemos establecer un umbral de potencia. En estas figuras, el eje y representa la potencia recibida en dB y, el eje x , el tiempo. Para la detección de picos del

transmisor utilizamos la función *findpeaks* de Matlab, para la cual hay que configurar ciertos umbrales, entre los cuales se incluyen los que describimos previamente.

Como ya mencionamos, las estaciones pueden no capturar todos los pulsos. Estos eventos pueden ocurrir debido a que el transmisor se encuentra demasiado lejos de una estación en un momento dado y la potencia de la señal no es suficiente, entre otras razones. En las señales procesadas y sincronizadas esto se manifiesta al no obtener en todos los casos pulsos periódicamente. Para que las señales de las tres estaciones no se desfasen entre sí, completamos estos huecos con el valor cero y proponemos que si, al menos una estación mide cero en algún caso, desestimamos la información de ese tiempo para esa antena y para las demás³.

Teniendo las señales sincronizadas con el valor correspondiente de potencia para cada tiempo, podemos tener el valor de la distancia desde cada antena al transmisor usando la calibración. Dado que las antenas son omnidireccionales, esta distancia es radial: tiene igual probabilidad en cualquier dirección desde la antena. Lo que tenemos, entonces, es un radio probable para cada antena a cada tiempo.

Estamos en condiciones de trilateralizar: la posición del animal a cada tiempo queda determinada por la intersección de los tres círculos, como se muestra en la Figura 4.14. El valor más probable lo calculamos usando mínimos cuadrados, lo cual permite determinar la intersección de los tres círculos o el punto más cercano a los tres, en caso de no haber intersección. Haciendo lo mismo para los puntos deseados, podemos obtener una trayectoria aproximada del animal.

Si consideramos una ventana temporal en la que asumimos que el animal no realiza grandes desplazamientos, podemos utilizar el valor máximo de potencia de cada estación dentro de ese intervalo para trilateralizar en vez de considerar todos los puntos. Cuán grande puede ser esta ventana, sin perder información relevante, depende de cuánto puede moverse el animal en un intervalo temporal dado y la resolución que podemos lograr con la metodología. La velocidad media estimada con la que se mueve *D. gliroides* está reportada en 5.79 ± 7.67 m/min [113], y nosotros tomamos ventanas temporales de 60 segundos con una resolución de 5 metros. La cantidad de puntos a trilateralizar, entonces, dependerá de la duración de las mediciones y la ventana temporal elegida. Usando este criterio disminuimos notablemente la dispersión de los datos (respecto a considerar todos los pulsos).

4.2.3 Resultados preliminares y consideraciones finales

El resultado de la trilateración para todas las capturas determina una trayectoria en el plano. Los tiempos de monitoreo del movimiento de cada noche variaron entre una

³Alternativamente, podríamos reemplazar los huecos interpolando los valores de los inmediatos anterior y posterior. También podríamos considerar, para ese momento dado, solo la información de potencia de las otras dos antenas.

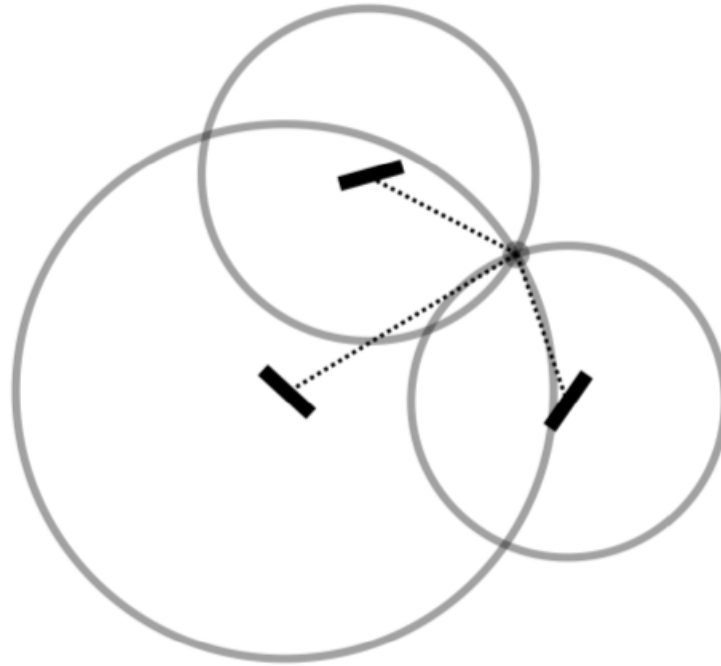


Figure 4.14: Estrategia de localización de un punto en el espacio desde el cual se transmite una señal: método de trilateralización. Cada estación recibe, de cada pulso emitido por el transmisor, cierta potencia, la cual puede asociarse a un radio probable alrededor de la estación. Con la información de las tres estaciones podemos trazar un círculo alrededor de cada estación y, usando mínimos cuadrados, determinar la posición más probable del transmisor.

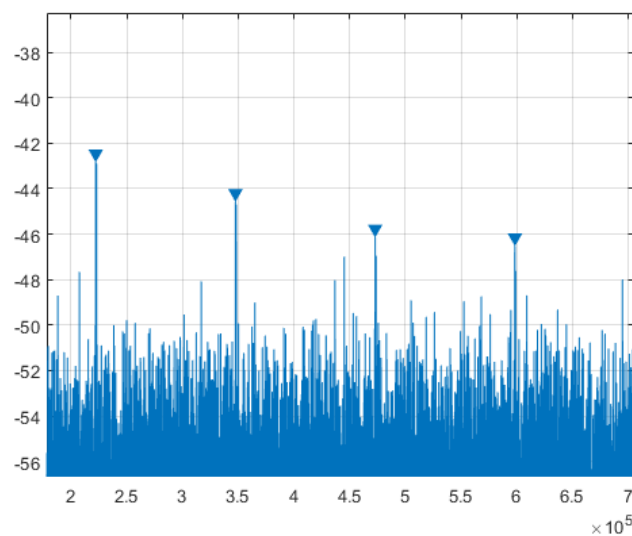


Figure 4.15: Detección de pulsos transmitidos por sobre el ruido usando la función *findpeaks* de Matlab, para la cual podemos configurar umbrales de mínima potencia y de ancho mínimo de duración de los pulsos. El eje y representa la potencia recibida en dB y el eje x es el tiempo.

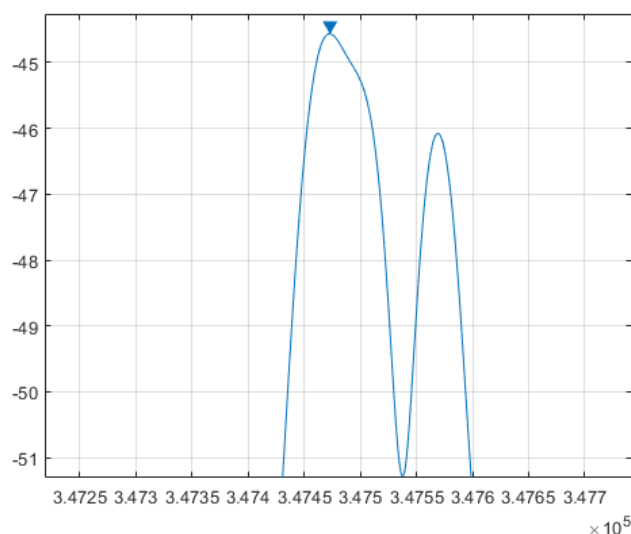


Figure 4.16: Detalle de uno de los picos detectados usando la función *findpeaks* de Matlab.

y dos horas, dependiendo de la autonomía de las computadoras utilizadas. En esta sección mostramos una parte de los resultados correspondientes al monitoreo de un individuo durante 3 noches liberado en el sitio *C3* de la grilla de la Figura 4.10 el 18 de marzo de 2018.

La Figura 4.17 muestra la grilla del bosque que incluye la ubicación de las tres estaciones de recepción y la trayectoria realizada por *D. gliroides* durante 27 minutos de medición la noche del 19 de marzo de 2018. Esta trayectoria es resultado de considerar los valores máximos de potencia de cada estación dadas ventanas temporales de 60 segundos. Debe tenerse en cuenta que no necesariamente se tiene como resultado un punto por minuto, dado que puede haber intervalos en los que no consideramos ningún pulso como exitoso. Usando la dispersión de los datos durante las calibraciones y mediciones preliminares, estimamos el error de cada punto en 7 metros de radio. Una vez que liberamos al individuo *D. gliroides* con el transmisor colocado en el sitio *C3*, no conocemos su posición exacta. Sin embargo, comparamos el primer punto trilateralizado con el sitio *C3*, encontrando un resultado consistente con lo esperado dentro del error.

Las Figuras 4.18 y 4.19 muestran la trayectoria realizada por *D. gliroides* durante 15 minutos de medición la noche del 20 de marzo de 2018 con comienzo a las 20:36hs y 21:07, respectivamente.

Los resultados obtenidos sugieren que, con esta metodología, es posible determinar las regiones por las que se mueve el animal y reconstruir su trayectoria con un error menor al que se obtiene trabajando con GPS en el bosque. Esta metodología permitiría definir un *home range* del animal si monitoreamos su movimiento durante varias noches y durante más tiempo. También es posible determinar horas de mayor y menor activi-

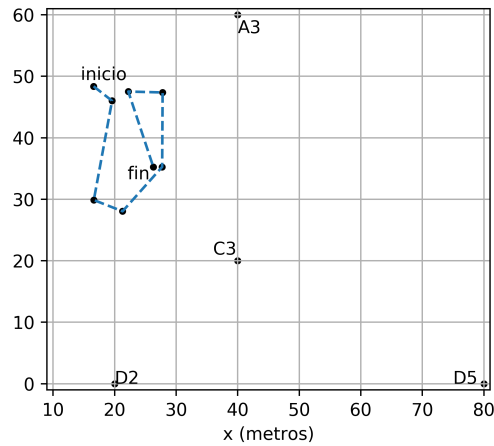


Figure 4.17: Trayectoria del ejemplar *D. gliroides* durante 27 minutos de medición en el Bosque del Llao Llao trilateralizando con el valor máximo de potencia de cada estación de recepción en intervalos de 60 segundos. Debe tenerse en cuenta que no necesariamente transcurre el mismo tiempo entre un punto y el siguiente. Esta trayectoria corresponde a la noche del 19 de marzo de 2018.

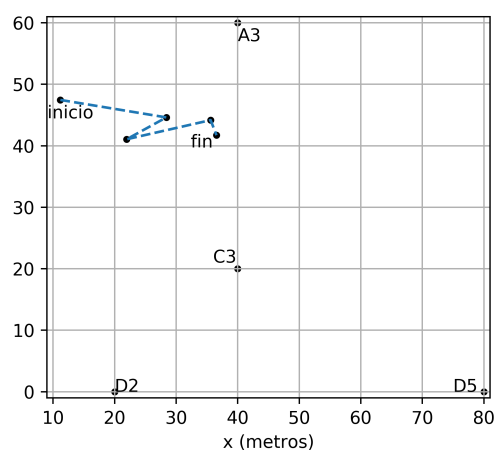


Figure 4.18: Trayectoria del ejemplar *D. gliroides* durante 15 minutos de medición en el Bosque del Llao Llao la noche del 20 de marzo de 2018 comenzando a las 20:36hs. Los puntos están trilateralizados con el valor máximo de potencia de cada estación de recepción en intervalos de 60 segundos.

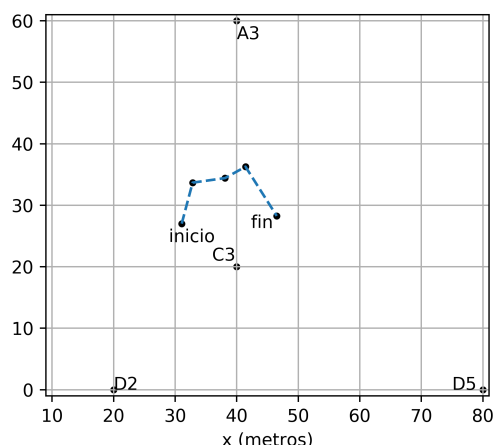


Figure 4.19: Trayectoria del ejemplar *D. gliroides* durante 15 minutos de medición en el Bosque del Llao Llao la noche del 20 de marzo de 2018 comenzando a las 21:07hs. Los puntos están trilateralizados con el valor máximo de potencia de cada estación de recepción en intervalos de 60 segundos.

dad en una noche y, entre noches, asociar picos de actividad con condiciones externas (cantidad de luz y temperatura, entre otras). Esta metodología, además, es aplicable al seguimiento de otras especies de pequeños animales que viven en el bosque.

Una manera de mejorar el método de medición de potencia es usar otro tipo de antenas; las antenas omnidireccionales que usamos son sensibles a cambios en la polarización de la señal recibida debida a cambios de orientación de la antena transmisora. Específicamente, mientras la antena transmisora se mantenga paralela a la antena receptora, la recepción será máxima. Sin embargo, a medida que la polarización cambia (formándose un ángulo mayor que 0° entre las antenas receptora y transmisora a medida que el animal se mueve en diferentes direcciones) la potencia recibida disminuye. Esta es una gran limitación de la metodología dado que, un cambio en la polarización (sin modificarse el sitio de transmisión), puede interpretarse erróneamente como un alejamiento del transmisor respecto a la antena.

Para resolver este problema, comenzamos el desarrollo de antenas propias, no comerciales, de polarización circular [166]. A continuación describimos el desarrollo de estas antenas.

4.2.4 Diseño y construcción de antenas omnidireccionales con polarización circular (antenas *Cloverleaf*)

Los resultados obtenidos con las antenas omnidireccionales presentados en la sección anterior sugieren la necesidad de utilizar antenas omnidireccionales con polarización circular para desvincular los cambios en la potencia recibida de posibles cambios de orientación de la antena del transmisor.

Diseñamos, armamos y caracterizamos nuestras propias antenas omnidireccionales con polarización circular. Estas antenas permiten recibir la potencia transmitida por un transmisor en una dirección dada y asociar esa potencia con la distancia radial a la que se encuentra, con la ventaja de no ser sensible ante cambios en la polarización.

Usando el programa de simulación *Computer Simulation Technology* CST [167] diseñamos las antenas que muestran las figuras 4.20, 4.21 y 4.22. La primera es un prototipo pequeño que construimos para la frecuencia 915 MHz con el objetivo de probar el diseño. La segunda muestra parte del armado de la antenna para 150 MHz y, la última, la antenna armada.

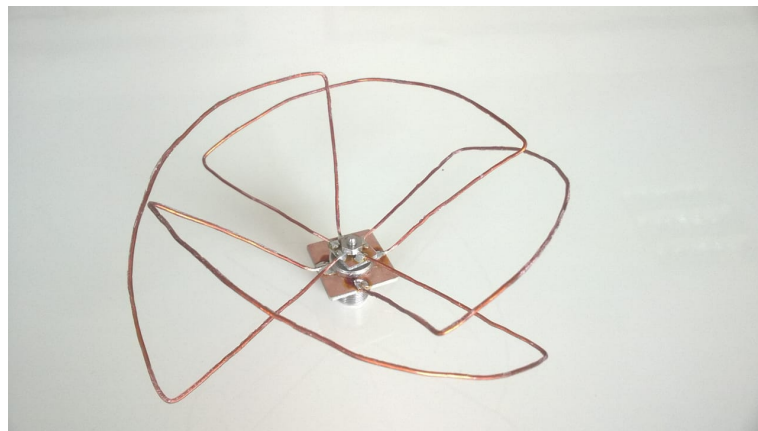


Figure 4.20: Prototipo de antena omnidireccional con polarización circular para la frecuencia 915 MHz.



Figure 4.21: Armado de la antena omnidireccional con polarización circular para la frecuencia 150 MHz.

En la Figura 4.23 mostramos el patrón de radiación obtenido en las simulaciones y, en la Figura 4.24, la relación axial para la antena simulada, en la que podemos apreciar

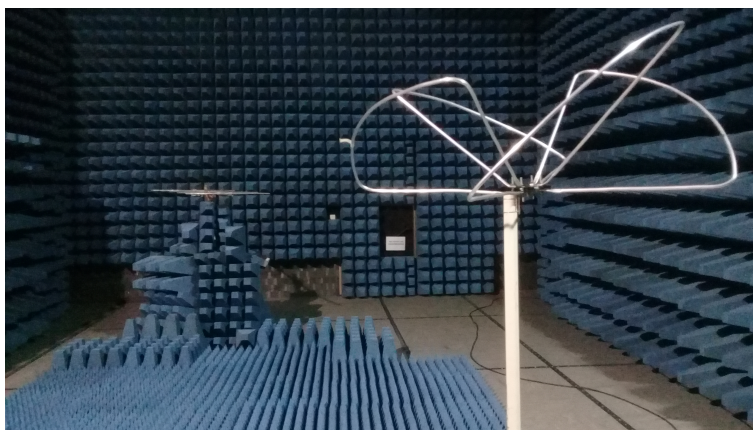


Figure 4.22: Antena omnidireccional con polarización circular para la frecuencia 150 MHz. Esta fotografía está tomada en una cámara anecoica.

que se mantiene cerca de los 2dB, lo que implicaría una mejora sustancial respecto de la recepción con antenas de polarización lineal. En la Figura 4.25 se muestra el patrón de radiación en el plano horizontal de la antena que recibe en 915 MHz, tanto para polarización vertical (celeste) como horizontal (violeta). Podemos apreciar una relación axial menor a 5dB.

Nota: esta antena fue caracterizada por alumnos del Instituto Balseiro en el marco del cursado de la materia Física Experimental 2. Actualmente contamos con dos antenas omnidireccionales con polarización circular. La segunda fue armada por un alumno de Laboratorio Avanzado, quien realiza su trabajo en el armado y caracterización de nuestras antenas.

4.2.5 Perspectivas y posibles aplicaciones

Una forma de mejorar la implementación de la metodología consiste en optimizar la etapa de calibración adquiriendo una curva más completa de datos de potencia recibida por cada estación con nuevos valores de distancias. La dificultad de recorrer el bosque y de encontrar nuevos sitios georeferenciados limitó la cantidad de valores a calibrar. El ajuste lineal a la dependencia entre potencia y distancia es una simplificación que también podemos mejorar.

También puede mejorarse la metodología incorporando más estaciones de recepción. Esto permitiría tener más datos al momento de trilateralizar.

Otra mejora de la metodología consiste en implementar un algoritmo de trilateración con valoración: podemos proponer que la probabilidad de que el radio asociado a la medición desde una antena sea correcto decaiga a medida que el radio es más grande. Esto supone que cuanto menos potencia recibe una estación (y, por lo tanto, mayor resulta el radio asociado), menos confiable es. Esto resolvería los casos aislados en los que el punto resultante de la trilateración genera una ubicación no posible

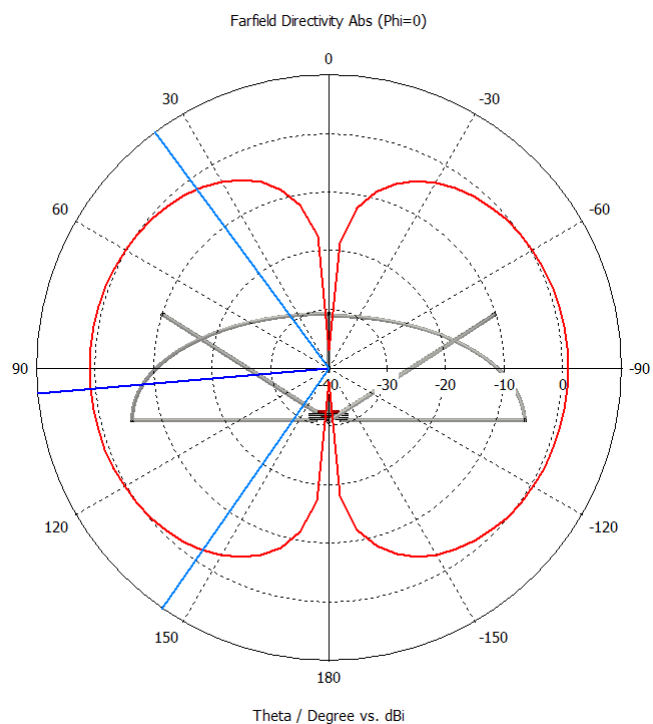


Figure 4.23: Simulación del patrón de radiación de la antena en 150 MHz con el *software* CST.

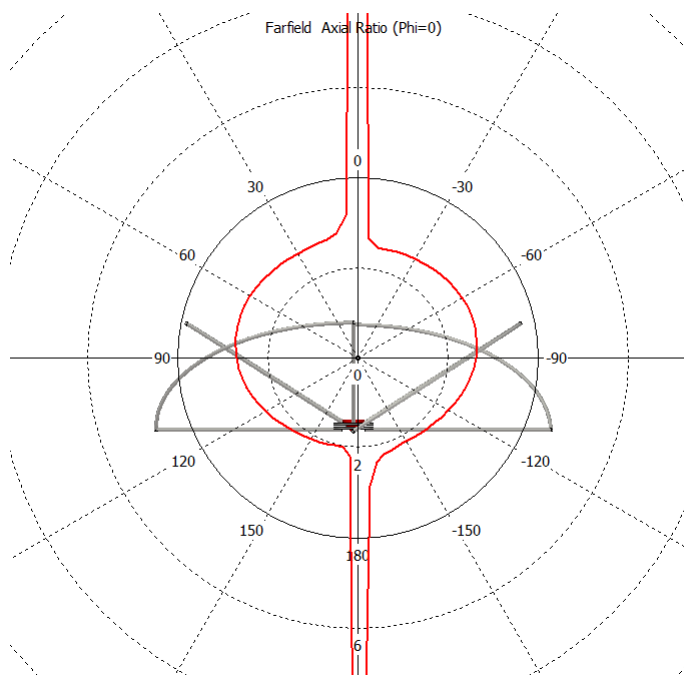


Figure 4.24: Relación axial para la antena simulada. Podemos observar que ésta se mantiene cerca de los 2dB.

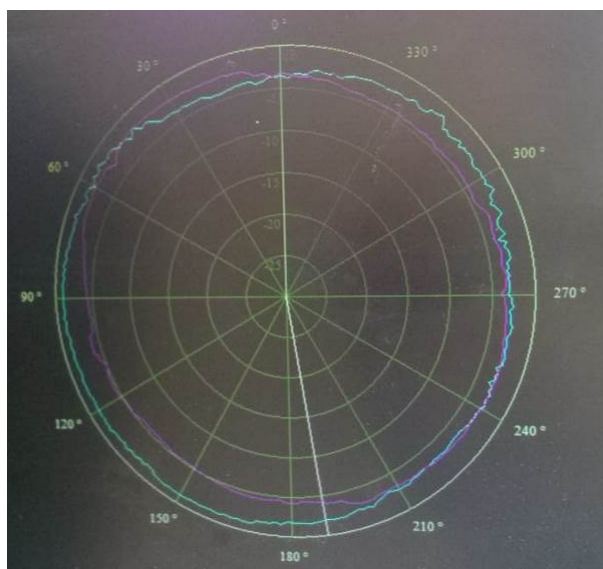


Figure 4.25: Medición del patrón de radiación horizontal de la antena de 915 MHz para la transmisión con polarización horizontal (violeta) y polarización vertical (celeste).

del individuo dada la lejanía respecto a los sitios anterior y posterior.

Por otro lado, esta metodología no permite tener resolución en tres dimensiones, y *D. gliroides* es capaz de trepar algunos metros [148]. Sin embargo, la resolución de nuestra metodología no permitiría discriminar estas diferencias aún si colocáramos una estación de recepción en altura.

Esta sección corresponde a la etapa inicial del proyecto, en la que contamos con 3 transmisores, 3 antenas omnidireccionales y 2 receptores. En la sección siguiente detallamos el trabajo realizado en una etapa más avanzada del proyecto en la que contamos con tres antenas y tres receptores adicionales, además de tener más de 10 transmisores disponibles y amplificadores de señales.

4.3 Medición de diferencia de fase

En la Sección 4.2 describimos la metodología con la que trabajamos en la fase inicial de esta etapa experimental. Sin embargo, ésta presenta algunas limitaciones, por ejemplo, la potencia del transmisor no solo decae a medida que la batería se descarga sino que, además, varía en función de condiciones ambientales como el clima y la humedad. Aún realizando las calibraciones correspondientes, la densa vegetación del bosque hace que la señal medida sea fluctuante y poco precisa. El método de medición de potencia parece ser correcto en una etapa inicial de los experimentos, pero este sistema puede mejorarse.

Incorporando equipamiento al usado en la Sección 4.2 medimos, además de la potencia recibida, la diferencia de fase con que la señal emitida por un transmisor llega a dos antenas de una misma estación, y la asociamos con la diferencia de camino reco-

ruido por la señal y, por lo tanto, determinamos la dirección de arribo respecto del par de antenas. A continuación detallamos esta metodología.

4.3.1 Equipamiento y metodología

La disposición del equipamiento es similar al detallado en la Sección 4.2 pero, en este caso, cada estación de recepción cuenta con dos antenas conectadas a dos receptores RTL-SDR (y estos, a su vez, están conectados a una computadora a través de una interfaz USB) en lugar de uno. Ubicamos cada par de antenas en los mismos sitios de recepción que usamos para medir potencia: $A3$, $D2$ y $D5$ de la Figura 4.10. La Figura 4.26 muestra la disposición de un par de antenas conectado a un par de receptores, a su vez conectados a una PC. Además, incorporamos al equipamiento el uso de amplificadores (MMIC LNA-02186, marca Hewlett Packard y MMIC SPF5189 marca Qorvo, ver Figura 4.27), los cuales se colocan entre la antena y el receptor.



Figure 4.26: Disposición del equipamiento de una estación de recepción en un ensayo de calibración en el Centro Atómico Bariloche. El equipamiento consiste en dos antenas omnidireccionales marca Eiffel que reciben los pulsos emitidos por el transmisor en 150 MHz sostenidas verticalmente sobre una base de madera, cada una conectada a un receptor. Estos receptores están sincronizados compartiendo el reloj de uno de ellos. A su vez, ambos receptores están conectados a una PC en la cual se colecta la información.



Figure 4.27: Amplificador MMIC SPF5189 marca Qorvo usado para amplificar la señal de entrada al receptor.

Para medir diferencia de fase, no solo es importante saber dónde están ubicados los pares de antenas, sino también determinar la orientación de cada par: lo que queremos inferir es el ángulo de arribo de la señal, por lo tanto, debemos conocer la orientación del par de antenas respecto a los puntos de la grilla (georeferenciados). Para esto, una vez colocados los tres pares de antenas, determinamos su orientación usando una brújula. Además, nos aseguramos que las antenas quedaran firmes y la distancia entre ellas se mantuviera fija, para lo cual usamos una base de madera, soportes y precintos. Por último, nos aseguramos que la base de madera quede horizontal y, las antenas, verticales usando un nivel.

Lo que queremos determinar a partir de esta configuración, es el ángulo de arribo de la señal (θ). La Figura 4.28 esquematiza el arribo de una señal a las dos antenas (separadas por una distancia d). Esta señal arriba con diferente fase a cada antena porque debe recorrer distancias diferentes para llegar a una y a otra, excepto que el ángulo de arribo sea 90° , en cuyo caso la diferencia de fase de la señal sería nula. Dado que conocemos la orientación del par de antenas y medimos la diferencia de fase, podemos determinar la dirección de la cual proviene el pulso del transmisor respecto de ese par. Si, además, tenemos la información análoga de los dos pares restantes de antenas, podemos triangular la posición del transmisor.

La diferencia de camino está dada por $d \sin \theta = \tau c$, donde τ es el retraso temporal, c es la velocidad de la luz, y d es la separación entre las antenas y vale $d = \lambda/2$. Dado que nuestra frecuencia es fija y vale 150 MHz, d debe ser 1 metro. El retraso temporal de la señal a una antena y a la otra de un mismo par implica una diferencia de fase ϕ entre las señales que llegan a las dos antenas, equivalente a $\phi = \frac{2\pi\tau}{T}$, donde $T = \lambda/c$ es el período de la señal que arriba. Expresando ϕ en función de θ :

$$\phi = \frac{2\pi}{T} \frac{d \sin \theta}{c}$$

$$\phi = \pi \sin \theta. \quad (4.1)$$

Con este sistema queremos determinar la posición del transmisor colocado en el animal.

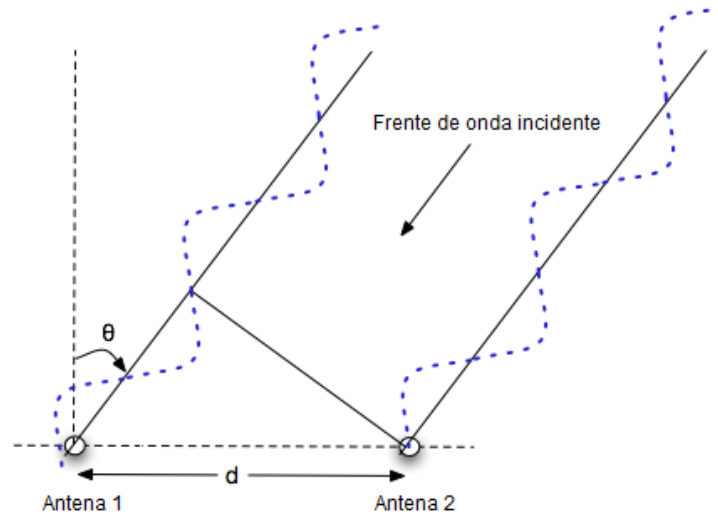


Figure 4.28: Esquema de la distribución de un par de antenas y la diferencia de caminos entre señales.

Para lograr medir la diferencia de fase entre las señales recibidas por cada par de antenas es necesario realizar distintos pasos de sincronización: se deben sincronizar los dos relojes de los receptores, los paquetes USB que envían los receptores a la PC, y la fase del receptor. A continuación, detallamos cada uno.

Relojes: para que el muestreo de las señales se realice de manera simultánea y a la misma frecuencia utilizamos una misma fuente de reloj para ambos receptores. Esto lo implementamos haciendo que ambos usen el reloj de uno de ellos. La Figura 4.29 muestra un par de receptores acoplados.

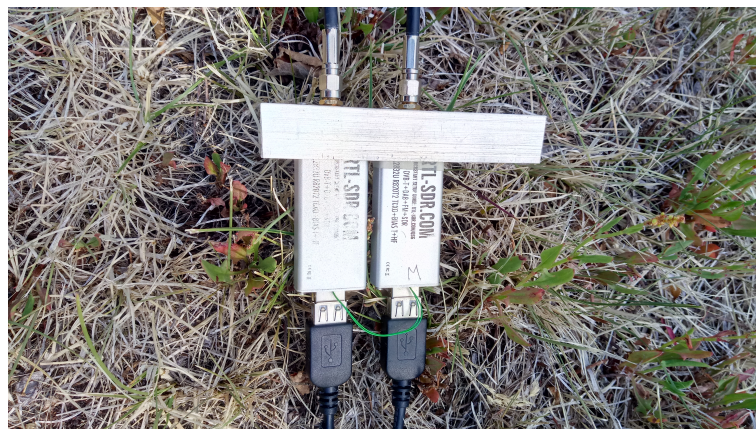


Figure 4.29: Par de receptores RTL-SDR acoplados de modo tal que compartan el reloj interno de uno de ellos. Cada receptor está conectado a una antena y a la PC en puertos USB.

Paquetes USB: enviar un comando a un dispositivo USB desde una aplicación

implica un tiempo aleatorio que le lleva al sistema operativo ejecutarlo. Si se pretende manejar dos dispositivos, el sistema operativo no cuenta con herramientas para enviar un comando simultáneamente a ambos. Por otro lado, los paquetes de datos USB no cuentan con información temporal embebida, por lo que no es posible alinear temporalmente los datos recibidos. Esto es un problema dado que los receptores están conectados a distintos puertos USB de una PC y, en principio, desconocemos el desplazamiento temporal que hay entre los datos recibidos por cada uno. Para estimar ese desplazamiento, durante las capturas enviamos una señal externa a ambas antenas para, en la etapa de procesamiento, poder alinear mediante una correlación las señales medidas por cada receptor. Para generar esta señal, en una etapa de prueba, utilizamos un generador de funciones arbitrarias Rigol DG4102 controlado por una PC conectado a una antena de referencia ubicada a la misma distancia de las dos antenas receptoras (ver Figura 4.30).



Figure 4.30: Antena de referencia: 781915-01 - *National Instruments Corporation* 144 MHz, 400 MHz and 1200 MHz Tri-band 7-inch vertical antenna.

El generador resulta útil en una etapa preliminar pero no puede utilizarse en el bosque, donde no hay electricidad. Para reemplazar este equipo utilizamos un oscilador (modelo Si5351A, *Clock Gen*, 8kHz-160MHz, ver Figura 4.31) conectado a la antena de referencia. El oscilador genera pulsos cuya frecuencia podemos configurar. Además podemos establecer la duración de los pulsos y la cadencia. En particular, nosotros usamos el oscilador para emitir pulsos de la misma frecuencia que la del transmisor cada 10 segundos con una duración de 200 ms. Los pulsos del oscilador, así como los del transmisor en uso, van a ser recibidos por los dos receptores de cada estación con cierto retardo. Es precisamente este retardo el que debemos corregir para sincronizar las señales con el objetivo de, en una etapa posterior, medir la diferencia de fase. En este sentido, entonces, los pulsos del oscilador durante las mediciones sirven para sincronizar las señales de cada captura. La Figura 4.32 muestra un pulso del oscilador recibido por cada receptor (uno en color rojo y otro en color azul) de una misma estación de recepción. El pulso es el mismo pero hay un retardo entre los receptores. Ese retardo es precisamente el que detectamos y corregimos para alinear las señales.

Fase de los receptores: Los receptores RTL-SDR cuentan con un *Phase-Locked Loop* (PLL) con el que, a partir de un reloj de referencia, obtienen la frecuencia para la mezcla con la señal de entrada. Como señal de referencia utilizamos un reloj de 28.8 MHz que se comparte entre los dos receptores según lo que describimos en la



Figure 4.31: Oscilador Si5351A *Clock Gen 8kHz-160MHz* en uso durante un ensayo en el bosque. Este oscilador emite pulsos cada 10 segundos de la misma frecuencia que el transmisor en uso con una duración de 200 ms. Estos pulsos los usamos durante la etapa de procesamiento para sincronizar las señales recibidas por cada receptor y para conocer el valor de referencia: la diferencia de fase de los pulsos desde un punto conocido. El oscilador está conectado a una antena de referencia y a una batería.

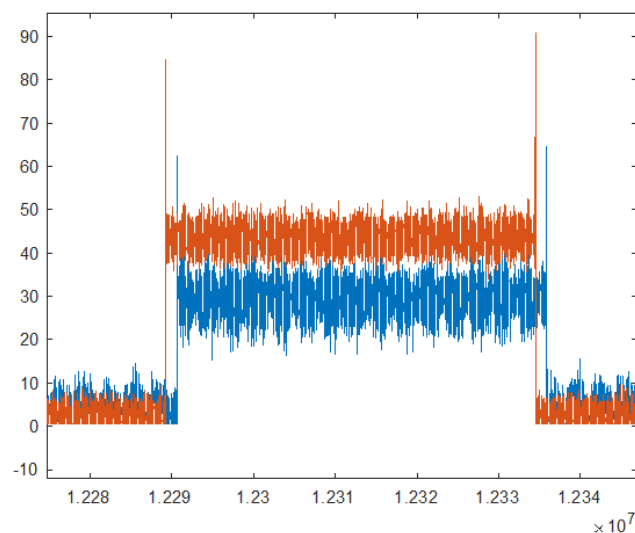


Figure 4.32: Pulso emitido por el oscilador, recibido por dos receptores de una misma estación de recepción. El retardo entre el pulso que recibe un receptor (azul) y el otro (rojo) es el que usamos para sincronizar las señales. Este pulso tiene una duración característica que lo distingue de los pulsos del transmisor. La frecuencia, idealmente, es configurada imitando la del transmisor en uso. Conocer la diferencia de fase entre las señales roja y azul, el sitio donde está ubicado el oscilador y la orientación que tiene cada par de antenas hacia ese sitio, permite tener un valor de diferencia de fase de referencia en cada captura.

sección anterior. Las señales generadas por cada PLL, si bien están referidas a la misma señal, no necesariamente cuentan con la misma fase. Además, cada vez que se reinician los receptores, esta fase puede cambiar. Esto hace que, aunque la señal recibida por las antenas recorran el mismo camino (por ejemplo, dirección de arribo 90°), las señales a la salida de los receptores se encuentren desfasadas y que, además, en cada repetición del experimento, esta fase cambie. Es decir, hay un *offset* que debemos corregir. Para hacerlo es necesario conocer la diferencia de fase que presenta una señal de la misma frecuencia que la del transmisor desde un sitio conocido, para lo cual usamos el oscilador. El hecho de que la frecuencia tenga que ser la misma no es obvio, y se desprende de experimentos en los que observamos que la diferencia de fase que medimos depende de la frecuencia de la señal emitida. Entonces, ubicamos el oscilador en un sitio conocido y emitimos pulsos de la misma frecuencia que la del transmisor. Si calculamos la diferencia de fase de esos pulsos, podemos saber cuánto debería valer la diferencia de fase si el transmisor estuviera colocado en el sitio del oscilador, y nos permite corregir el *offset* a las diferencias de fase calculadas a los pulsos del transmisor.

Durante las mediciones en el bosque ubicamos el oscilador en el sitio C3 simulando pulsos de la misma frecuencia que la del transmisor (con otra duración y otra cadencia para identificarlos). Para configurar la frecuencia del oscilador, visualizamos los pulsos con el *software* SDR# antes de cada medición y modificamos, de ser necesario, la frecuencia del oscilador hasta que coincida con la del transmisor (hasta que se vean superpuestos en el espectro). Esto debe hacerse todas las noches dado que la frecuencia puede verse afectada por condiciones externas (temperatura, por ejemplo) y puede no afectar de igual manera al transmisor y al oscilador.

La Figura 4.33 muestra una captura de pulsos con el *software* SDR#. En el panel inferior podemos ver tres pulsos: dos de ellos con la misma intensidad de color y, el intermedio, con una intensidad mayor. El intermedio es el pulso que corresponde al oscilador. Los otros dos, separados por un tiempo de 4 segundos entre sí, corresponden a dos pulsos consecutivos del transmisor colocado en el animal. Lo que nos interesa es que se encuentren superpuestos en el espectro, como ocurre en este caso.

4.3.2 Estimación de la diferencia de fase

Una vez sincronizadas las capturas de ambos receptores podemos estimar la diferencia de fase de la señal recibida. Para esto tenemos en cuenta el siguiente modelo: sean $S_1(t)$ y $S_2(t)$ las señales que reciben las antenas 1 y 2 (de un mismo par) respectivamente.

$$S_1(t) = e^{i\omega t} \quad (4.2)$$

$$S_2(t) = e^{i\omega t + i\phi} \quad (4.3)$$

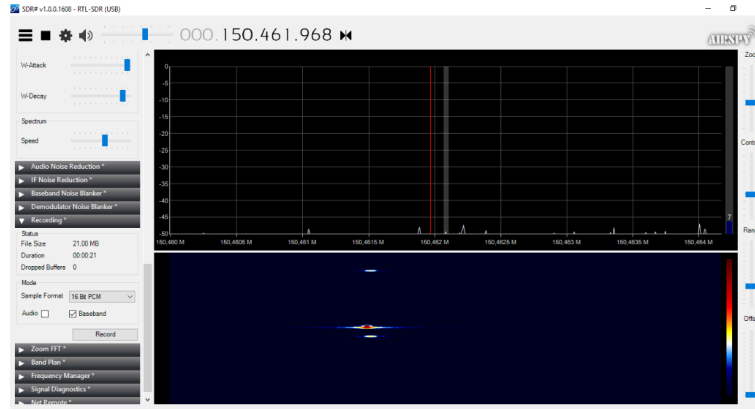


Figure 4.33: Captura con el *software* SDR# una noche de medición de movimiento del animal. La frecuencia de recepción está configurada en 150.461.968 Hz para visualizar los pulsos del transmisor y del oscilador. En el panel de abajo se distinguen con colores de distinta intensidad los pulsos del transmisor y uno del oscilador.

donde ϕ es la diferencia de fase entre las señales tomando $S_1(t)$ como referencia. Conjugando una de ellas y multiplicándolas tenemos:

$$S_1^*(t)S_2(t) = e^{-i\omega t}e^{i\omega t+i\phi} = e^{i\phi} \quad (4.4)$$

de donde podemos obtener el valor de ϕ .

4.3.3 Algoritmo de procesamiento

Para la adquisición y procesamiento de los datos utilizamos el *software* Matlab. Para adquirir las señales damos inicio a la captura de los receptores a través de dos interfaces TCP (*Transmission Control Protocol*). Usualmente realizamos capturas durante un minuto, dentro del cual se espera recibir un pulso del transmisor cada 4 segundos y uno del oscilador cada 10.

Como ya explicamos, alineamos las señales usando el retardo que hay, para un mismo pulso del oscilador, entre un receptor y el otro de una misma estación de recepción. Una vez alineadas, las filtramos con un filtro pasa bajos (tipo Nyquist de orden 10) centrado en la frecuencia del transmisor para reducir el ruido e identificar los pulsos.

Los pulsos detectados son recortados de la adquisición completa y, a cada uno, se le aplica un filtro más estrecho (orden 50) con el objetivo de reducir el ruido de la señal. Usamos estas señales medidas por cada receptor para calcular el producto $S_1^*(t)S_2(t)$, y calculamos la fase de cada par de muestras (una de cada receptor) del pulso recibido. Recordemos que el valor obtenido tiene que corregirse usando el pulso de referencia que emite el oscilador desde un sitio conocido.

Usando la información de la diferencia de fase de los tres pares de antenas es posible estimar el punto desde el cual se transmite realizando una triangulación (intersección

de rectas de arribo).

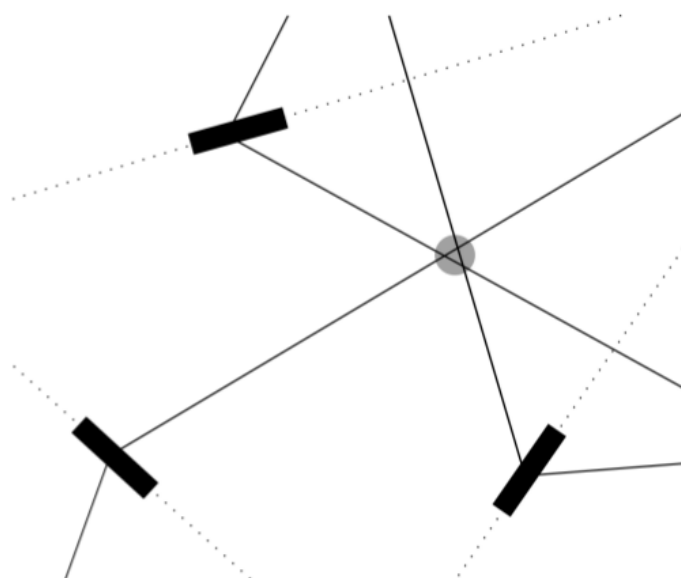


Figure 4.34: Esquema de la estrategia de triangulación para localizar un punto en el espacio desde el cual ocurre la transmisión de pulsos usando diferencia de fase con tres pares de antenas.

4.3.4 Resultados preliminares y consideraciones finales

La Figura 4.35 muestra un ejemplo de una captura tomada por una de las estaciones de recepción en un ensayo de prueba en el bosque. Los pulsos periódicos más intensos que se repiten con mayor frecuencia (un pulso cada 2 segundos) corresponden a los pulsos del transmisor. Hay tres pulsos que corresponden a los pulsos del oscilador. En rojo se muestra lo que mide un receptor y, en azul, lo que mide el otro. Podemos calcular la

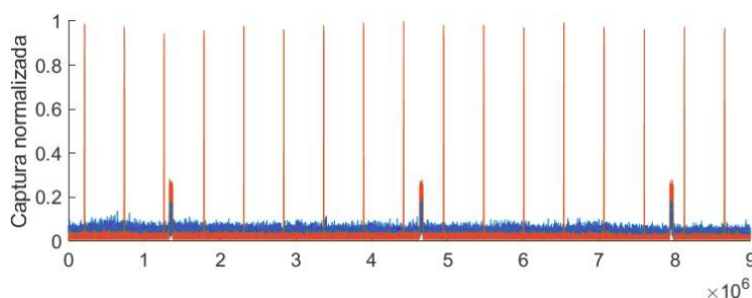


Figure 4.35: Figura que muestra los pulsos provenientes del transmisor. Se pueden ver, además, tres pulsos provenientes del oscilador, que se distinguen de los anteriores. Cada color corresponde a la señal medida por cada receptor. Los datos se muestran normalizados.

diferencia de fase de los pulsos del transmisor y del oscilador que aparecen en la captura de la Figura 4.35. En particular, si el oscilador y el transmisor se encuentran ubicados en el mismo punto, se espera que las diferencias de fase sean iguales. Mostramos un

ejemplo del resultado de calcular la diferencia de fase de los pulsos del transmisor y del oscilador en la Figura 4.36. En el gráfico superior mostramos la diferencia de fase calculada para cada uno de los pulsos del transmisor de la captura y, en el panel inferior, la diferencia de fase calculada para dos pulsos del oscilador. Dado que los pulsos provienen del mismo sitio y la frecuencia del oscilador está configurada para ser igual que la del transmisor, esperamos que las diferencias de fase promediadas entre pulsos del transmisor y entre pulsos del oscilador resulten similares. Podemos ver que ambos valores se mantienen alrededor de 72° . Es debido a esta similitud que podemos usar los pulsos del oscilador como referencia para corregir el *offset*.

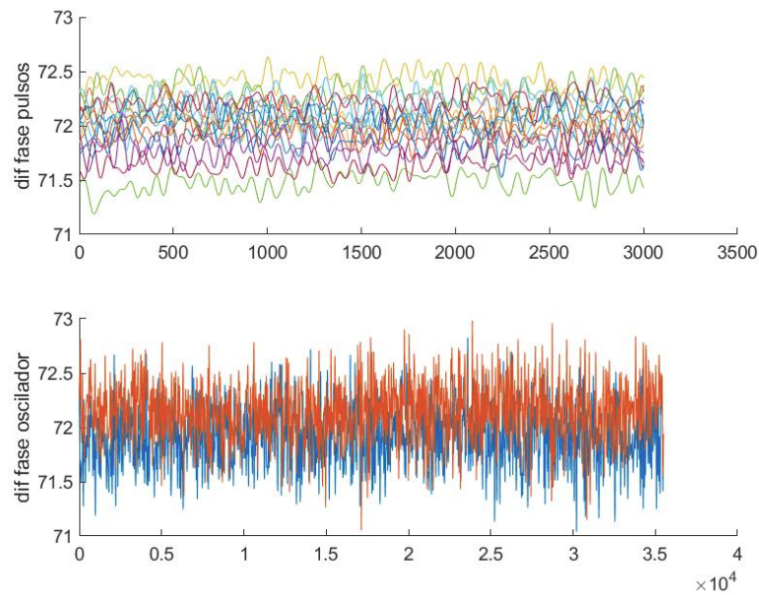


Figure 4.36: Diferencias de fase calculadas para cada pulso del transmisor dentro de una misma captura (superior) y para dos pulsos del oscilador (inferior). El eje horizontal representa el tiempo. Dado que las transmisiones se realizaron desde el mismo sitio, las diferencias de fase coinciden y nos habilita a usar los pulsos del oscilador como referencia.

Con las diferencias de fase calculadas para un barrido completo en ángulos de arriba (por ejemplo, de 0° a 180° cada 20°), podríamos ver cómo se relacionan estas magnitudes. Realizamos este ensayo en un predio del Centro Atómico Bariloche y obtuvimos el resultado que se muestra en la Figura 4.37. Incluimos, además, en color azul la curva que corresponde a simular estos valores usando la relación senoidal (4.1) entre la diferencia de fase y el ángulo de arriba. La Figura 4.38 muestra, para cada caso, el error calculado. Podemos observar que el error obtenido con esta metodología es menor a $\pm 10^\circ$, lo cual indica que el modelo es apropiado para, a partir del ángulo de arriba, determinar la diferencia de fase de la señal.

La Figura 4.39 muestra el resultado del monitoreo de un individuo *D. gliroides* monitoreado durante toda la noche. El individuo fue liberado en el sitio C3, y las regiones sombreadas representan las regiones visitadas por el individuo en tres franjas horarias diferentes. El incremento de la intensidad de gris indica el paso del tiempo.

Nota: este proyecto contó con el permiso de la Municipalidad de San Carlos de Bariloche para realizar las mediciones pertinentes en el bosque del Llao Llao capturando individuos de *D. gliroides*. Incluimos el permiso en el Apéndice B.

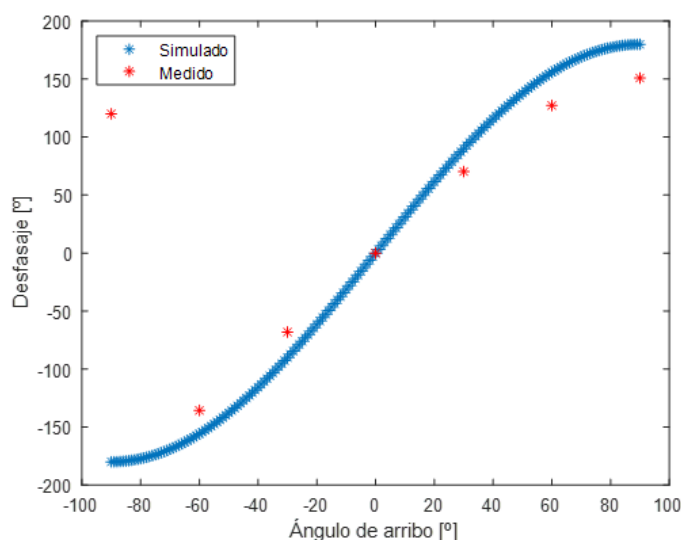


Figure 4.37: Diferencia de fase de la señal en función del ángulo de arribo entre el par de antenas medido realizando un barrido con el transmisor alrededor de un par de antenas midiendo cada 20° (rojo) y el simulado usando la relación senoidal 4.1 (azul).

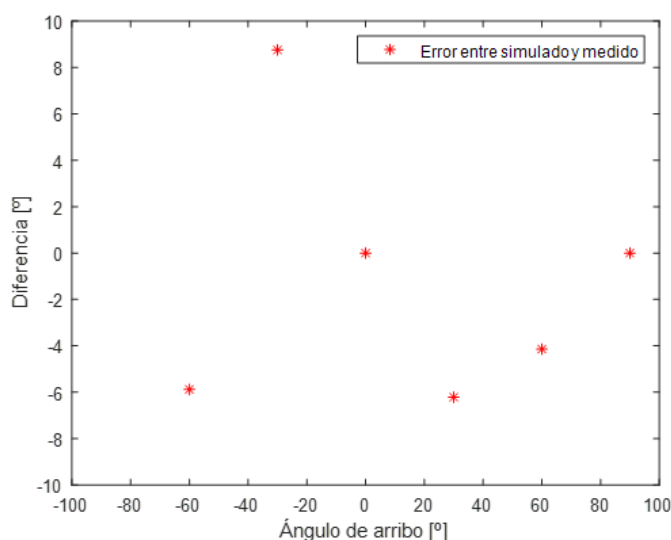


Figure 4.38: Diferencia entre el ángulo medido y el simulado para los valores medidos de la Figura 4.37.

Durante los meses de febrero y marzo de 2019 monitoreamos el movimiento de dos individuos *D. gliroides* durante las noches (y, también, algunos días). Los tiempos de medición variaron entre 4 (desde las 20hs hasta las 00:00hs) y 10 horas (desde las 20hs hasta las 7am), siendo típicamente de 5 horas. Actualmente estamos analizando los datos experimentales que resultaron de estas mediciones: aproximadamente 1000

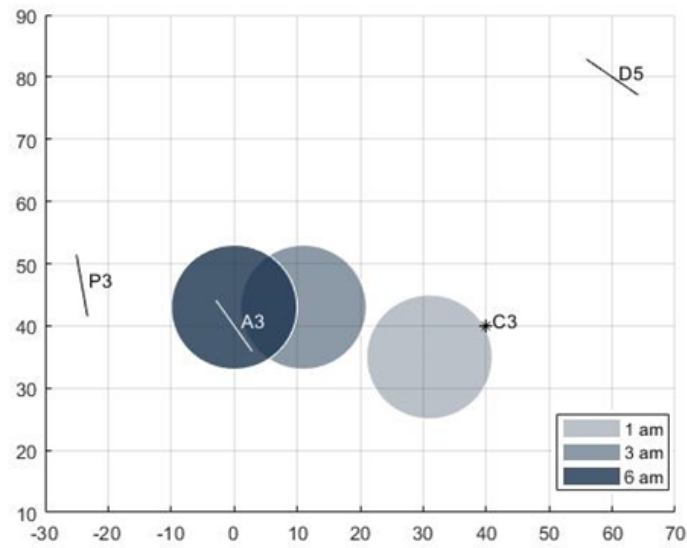


Figure 4.39: Regiones visitadas por un individuo *D. gliroides* monitoreado una noche entera. Los círculos encierran sitios visitados por el individuo, determinados con el método de diferencia de fase. Se muestran tres franjas horarias diferentes: 1 am, 3 am y 6 am. La intensidad del gris indica el paso del tiempo.

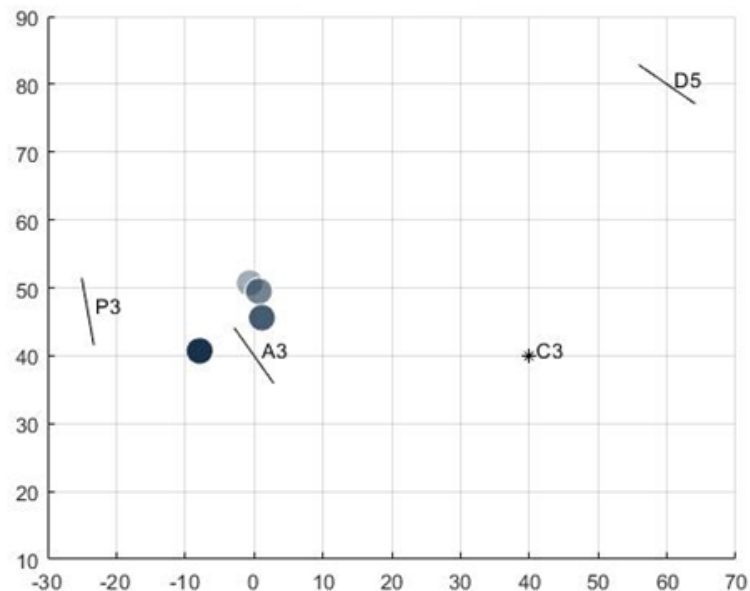


Figure 4.40: Trayectoria realizada por el individuo en la franja horaria 6 am. Los sitios determinados son resultado de usar el método de diferencia de fase considerando ventanas temporales de 30 segundos. La intensidad del gris indica el paso del tiempo. Se indica el sitio en el que fue liberado el individuo esa noche, *C3*. También se indican las ubicaciones de las tres estaciones de recepción en esta jornada de medición: *A3*, *P3* y *D5*.

capturas por estación, es decir, 3000 archivos para ser procesados. Cada par de archivos de una estación contiene los pulsos recibidos por cada antena, de lo cual extraemos el valor máximo de potencia en un intervalo temporal dado por cada una, y el valor de diferencia de fase comparando las fases de los pulsos entre el par de antenas. Las metodologías de potencia y de diferencia de fase son complementarias y, por lo tanto, podemos reconstruir la trayectoria de los animales monitoreados cada noche.

Con los datos analizados hasta el momento, encontramos que los pulsos deben satisfacer ciertas condiciones para que el ángulo de arribo resultante del cálculo de diferencia de fase sea correcto. Por ejemplo, la potencia de esos pulsos debe superar cierto umbral; los pulsos cuya potencia es demasiado baja (o la relación señal-ruido es muy alta), no resultan en un valor de diferencia de fase confiable. Debido a esto (que fue observado en la etapa de mediciones preliminares) incorporamos al equipamiento el uso de los amplificadores que mostramos en la Figura 4.27. Aún así, puede suceder que la potencia de un pulso recibido por las antenas de una estación no resulte suficiente en este sentido. Además, esperamos que dentro de un intervalo temporal corto (menor al minuto), la diferencia de fase de los pulsos sean similares. Así como en el método de trilateración elegimos la potencia máxima de los pulsos dentro de la ventana temporal elegida, para triangular elegimos el valor de diferencia de fase promedio de los pulsos que satisfacen las condiciones. El análisis de los datos se encuentra aún en proceso, y queda mucho por explorar. Este proyecto continúa y las metodologías pueden mejorarse aún más con esta experiencia previa.

5

Discusión y conclusiones generales

Caminante no hay camino, se hace camino al andar.

– A. Machado

Esta tesis se enmarca en el análisis de las propiedades de sistemas ecológicos que involucran el desplazamiento animal en un hábitat heterogéneo en situaciones en que las poblaciones y el hábitat se acoplan y configuran mutuamente. En particular, estudiamos propiedades del movimiento que realiza un animal forrajero en un sustrato del cual se alimenta.

El sistema ecológico que inspiró esta tesis es el que forman el marsupial *Dromiciops gliroides* y la planta hemiparásita *Tristerix corymbosus*. Decimos que se configuran mutuamente porque, como detallamos en la Sección 1.2 del Capítulo 1, los movimientos de *D. gliroides* están fuertemente condicionados por la disposición espacial de esta planta dado que sus frutos son su principal fuente de alimento. A su vez, este animal es dispersor de sus semillas, cuya germinación depende del paso por su tracto digestivo. Las nuevas plantas crecerán en sitios visitados por él durante su movimiento, donde crecerán los frutos de los cuales *D. gliroides* se alimentará.

Abordamos el estudio de este sistema complejo desde una perspectiva teórica y, también, mediante experimentos. Por un lado, desarrollamos modelos basados en la dinámica individual mediante simulaciones computacionales. De esta manera, proporcionamos un marco teórico con el objetivo de encontrar mecanismos subyacentes a ciertos comportamientos observados en el movimiento de animales. También desarrollamos un modelo de ecuaciones diferenciales acopladas con retardo, cuya solución aproximamos analíticamente. Por otro lado, desarrollamos un sistema de rastreo usando técnicas de radiotelemetría para monitorear movimiento animal en el bosque. Consideramos que es de la combinación de un marco teórico con datos experimentales que es posible caracterizar un sistema complejo como el aquí presentado.

Este sistema mutualista tiene muchos aspectos que pueden resultar interesantes a la hora de abordar su estudio. Nosotros focalizamos el nuestro en el movimiento. Uno de

los aspectos importantes relacionados con el movimiento animal es el efecto que tienen las heterogeneidades espaciales en los patrones observados. Cuando la heterogeneidad espacial se manifiesta a través de la distribución de recursos, el vínculo entre la dinámica de los mismos y los modelos de caminatas aleatorias podría ser la clave para responder muchas de las preguntas abiertas sobre el surgimiento de los *home ranges*. Otra manera de explorar este problema es haciendo un recuento de las habilidades de aprendizaje y de la memoria espacial [104].

En particular, la formación de un *home range* se ha investigado previamente con modelos en los que un solo individuo muestra tanto una respuesta de evasión a sitios visitados recientemente como una respuesta atractiva hacia lugares que han sido visitados en algún momento del pasado [53, 105]. Un animal en busca de alimento elegiría sus movimientos basándose no solo en su estado interno y la percepción instantánea del entorno, sino también en el conocimiento y la experiencia adquiridos. Los animales usan su memoria para inferir el estado actual de las áreas visitadas previamente. Esta memoria se acumula recopilando información recordada de visitas anteriores a lugares vecinos [106].

A pesar de que la aparición de *home ranges* es crucial para comprender los patrones que surgen del movimiento animal, existen pocos modelos mecánicos que reproducen este fenómeno. Desde un enfoque teórico podemos continuar la búsqueda por revelar y caracterizar los mecanismos subyacentes detrás del surgimiento de patrones como esos. Nosotros, por un lado, desarrollamos un modelo mecánico que consiste en un caminante que se mueve por un sustrato del cual se alimenta siguiendo reglas determinadas (ver Sección 2.1 del Capítulo 2). Este caminante tiene memoria, y esta memoria es usada de distintas maneras, resultando en caminatas con diferentes propiedades. De hecho, encontramos que las caminatas pueden resultar más o menos eficientes en función de la manera en que el caminante utiliza la memoria. Fundamentalmente, la aparición de *home ranges* no se da en todos los casos y, además, sus propiedades dependen de distintos parámetros del sistema. Los resultados del modelo no solo revelan el comportamiento de la llamada *frugivore walk* sino que también contribuyen a una comprensión más profunda de las causas que subyacen a la constitución de los *home ranges* como un fenómeno emergente. Con este modelo demostramos que un caminante con habilidades de aprendizaje rudimentarias, junto con la retroalimentación de un sustrato dinámico, da lugar a una actividad de búsqueda óptima en términos de uso del recurso espacial. De hecho, ni una estrategia de búsqueda basada únicamente en la difusión (una caminata aleatoria sin memoria) ni una caminata fuertemente determinada por la memoria (como nuestro caminante conservador), son óptimas. Una mejor estrategia es aquella que combina el uso de la memoria con un comportamiento exploratorio, como nuestro caminante explorador. Hay evidencia que apoya que es precisamente esta estrategia combinada la que puede ser la favorecida por los mecanismos

evolutivos [107, 108].

En otras palabras, la actividad de forrajeo debe equilibrar entre la exploración y la explotación: por un lado, explorar el ambiente es crucial para encontrar y aprender sobre los recursos distribuidos y, por otro lado, la explotación de recursos conocidos es energéticamente óptima. De hecho, esta disyuntiva es central en los estudios actuales de la ecología de la alimentación [109], en modelos de *Lévy flight* [46] y otros.

El modelo analizado en la Sección 2.1 del Capítulo 2 contribuye con apoyo teórico a estas ideas. Demostramos que el equilibrio entre la exploración y la explotación no solo proporciona un uso óptimo de los recursos, sino que, además, puede ser responsable de la aparición de un *home range*. El equilibrio entre exploración y explotación aparece como el camino hacia una búsqueda exitosa de recursos.

Por otro lado, en el trabajo que desarrollamos basados en las estrategias de tamaño de bocado presentado en la Sección 2.2 del Capítulo 2, analizamos un modelo simple de un animal forrajero con reglas deterministas que se mueve modificando el sustrato. El caminante, en este caso, no usa su memoria pero sí la información disponible en el ambiente: elige sitios cercanos con suficiente cantidad de fruto y, en cada sitio, se alimenta del fruto disponible según su estrategia. La estrategia, en este caso, está asociada al tamaño de bocado. El tamaño de bocado resulta central en las propiedades de las caminatas resultantes. De hecho, bajo ciertas condiciones, los animales pueden no hallar un *home range*, o hacerlo de manera ineficiente.

En este modelo encontramos que, en ciertos casos, el caminante no solo encuentra un ciclo, su *home range*, sino también subciclos dentro de ese ciclo principal. Estas regiones de interés son una característica de las caminatas en animales forrajeros. El período y el uso del espacio de los ciclos, así como el régimen transitorio, están determinados en gran medida por la porción que recoge el caminante de cada sitio (tamaño del bocado), esto es, por su estrategia en el uso del recurso. Cuando el recurso se distribuye espacialmente en un ambiente heterogéneo, existe una compensación entre el ahorro de energía debido a una movilidad limitada y el riesgo de agotamiento local del recurso. En un caso ideal, un recolector debe permanecer en un parche hasta que la recolección haya agotado el recurso en un punto en el que la energía esperada obtenida al quedarse se encuentre por debajo de la ganancia esperada si viaja a un nuevo parche sin explotar. El equilibrio y la eficiencia en términos de energía adquirida son entonces aspectos centrales del comportamiento del forrajeador. La mayoría de los modelos de teoría de búsqueda de alimento óptima consideran que los recolectores poseen habilidades cognitivas y perceptivas que les permiten recopilar información sobre las ubicaciones de los parches. El tiempo que transcurre entre parches no está asociado a una actividad de búsqueda, sino a un viaje dirigido. En este trabajo supusimos que los recolectores tienen habilidades perceptuales o cognitivas limitadas [109, 168], y que la búsqueda del recurso es parte del comportamiento de búsqueda de alimento. Demostramos que, incluso

teniendo en cuenta estas limitaciones, pueden surgir patrones típicos de búsqueda. Estudiamos también cómo depende el número de atractores (ciclos encontrados) de la dinámica en función de los parámetros relevantes del modelo.

Nuestros resultados muestran que el caminante que toma porciones más pequeñas en cada sitio es menos eficiente para encontrar su *home range*. Además, el período de sus ciclos es más largo, y su uso del espacio es más limitado (visitando menos sitios), que los correspondientes a los caminantes con bocados más grandes. El período más largo de esos caminantes ineficientes surge de la formación de subciclos: el caminante visita dos sitios repetidamente en secuencia hasta que agota el recurso de ambos y se mueve a otro sitio. De esta manera visita una menor cantidad de sitios y da más pasos: este es el comportamiento que hemos llamado ineficiente. Nuestros resultados muestran que el caminante más voraz encuentra más fácilmente su *home range* y lo explota de manera más eficiente. A la luz de estos resultados, podría ser razonable esperar una presión evolutiva hacia la elección de bocados más grandes. De hecho, se sabe que si hay porciones grandes disponibles, los animales pueden cumplir con los requisitos de energía más fácilmente.

Sin embargo, el tamaño del bocado puede interactuar con otros factores del comportamiento de alimentación y la historia natural, y puede surgir un *trade-off*. Respecto a esto, propusimos en nuestro modelo una energía interna del caminante, la cual aumenta con la cosecha del recurso y disminuye con la distancia recorrida. Encontramos que, bajo ciertas condiciones, son los tamaños intermedios de cosecha los que pueden resultar más favorables. Una dependencia monótona de la tasa de ingesta en el tamaño de bocado favorece los bocados más grandes (ver Figura 2.12 arriba y centro). Pero, incluso una pequeña desviación de la monotonidad de $g(b)$ (término de ganancia de energía) para los bocados más grandes (Figura 2.12 abajo) muestra que los tamaños intermedios de cosecha son los más favorables. La acción de tales mecanismos podría estar detrás del comportamiento observado en los forrajeros que consumen solo una parte del recurso disponible en cada planta, como es el caso de *D. gliroides*[113].

La manera en la que un animal usa su hábitat para recolectar recursos ciertamente tiene un impacto en la forma en que interactuará con los conespecíficos o competidores con quienes comparte el espacio. Respecto a esto, la fracción de uso del espacio es una de las variables relevantes que determinaría si los *home ranges* se solapan o no y, eventualmente, determina la capacidad de carga del sistema. En la Sección 2.2 estudiamos la cantidad de atractores de la dinámica y encontramos que la presencia de más animales que compiten por el mismo recurso afectaría la eficiencia de su uso. Incluso si las porciones más grandes requiriesen menos tiempo para explotar el recurso (la estrategia que calificamos como eficiente), la superposición de los *home ranges* de varios forrajeros podría producir una presión en la dirección opuesta. Una estrategia de tamaño más pequeña, en cambio, que requiere menos espacio y asigna más atractores

en el mismo sustrato, puede ser favorecida.

Las propiedades emergentes de nuestro modelo representan una mejora de la base establecida en un trabajo previo [19], proporcionando una explicación mecánica de muchos fenómenos observados en el comportamiento alimenticio animal. El estudio de la relevancia de los hallazgos presentes en sistemas tales como la interacción mutualista entre *D. gliroides* y *T. corymbosus*, y su importancia como especie clave en el bosque templado de la Patagonia [11, 149], se explorará más a fondo en trabajos futuros.

Los dos modelos que desarrollamos y describimos en las Secciones 2.1 y 2.2 del Capítulo 2, si bien fueron pensados separadamente, podrían ser complementarios. En el primero focalizamos en la capacidad que tiene el caminante de recordar sitios visitados y sesgar su caminata en función de su memoria. En el segundo, la estrategia radica en cuánto recurso extraer de cada sitio, sin hacer uso de la memoria. En ambos modelos es posible determinar estrategias que resulten más eficientes y, combinando estrategias de uso de la memoria y del recurso, podríamos analizar las caminatas que surgen de un modelo que incluya individuos con memoria y estrategias de tamaños de cosecha.

Los modelos del Capítulo 2 están basados en estrategias de movimiento que, bajo ciertas condiciones, resultan en caminatas acotadas, y estudiamos cuáles son las propiedades de esas caminatas y cómo cambian en función de los parámetros relevantes del sistema con un correlato biológico significativo. El tercer modelo que desarrollamos, presentado en el Capítulo 3, focaliza en la actividad dispersora, representada mediante ecuaciones diferenciales acopladas y simulaciones. Se trata de un modelo de propagación de plantas por dispersión difusiva de sus semillas, mediado por la ingestión y el transporte de animales. El modelo involucra tres poblaciones: semillas inmóviles en frutas, semillas móviles en animales y semillas (otra vez inmóviles) depositadas en el sustrato. En particular, estudiamos la propagación de ondas viajeras en forma de frentes de invasión. El problema matemático es similar al de las ondas de reacción-difusión desarrolladas desde la década de 1930, como las estudiadas por Fisher en el contexto de la propagación de un rasgo genético en una población [169]. Al igual que aquellos, la velocidad de propagación depende de la constante de difusión y del parámetro de crecimiento lineal de dispersión. Para resolver las ecuaciones utilizamos el método de Laplace (ver Sección 3.2 del Capítulo 3) y el método de iteración (ver Sección 6 del Capítulo 3), mediante los cuales proponemos como solución un frente de onda viajero, de lo cual se desprende una relación entre la velocidad de ese frente de onda y el retardo en la deposición de las semillas. Sin embargo, el hecho de que haya un retardo entre la ingestión de las semillas y su deposición en un lugar diferente hace que la velocidad de los frentes sea más lenta que las ondas de Fisher (pero más rápida que el caso sin mediación de animales). Hemos analizado este fenómeno en una dimensión usando distintas herramientas matemáticas, aproximando el modelo de diferentes maneras.

Primero estudiamos una simplificación de una componente, en la que solo las semillas difusoras permanecen como variables dinámicas. Este escenario, en el cual la densidad de plantas permanece constante, puede corresponder a sistemas en los cuales las plantas viven muchos años. La ecuación íntegro-diferencial con retardo correspondiente la aproximamos usando una expansión asintótica y un procedimiento iterativo. Ambos métodos nos sirvieron para aproximar la solución como una onda viajera cuya velocidad es función del retardo. También analizamos simplificaciones intermedias del modelo usando dos variables dinámicas: f y u . Esta situación puede ser relevante para sistemas con plantas de ciclo anual y dispersores que tienen tiempos de generación más largos. Encontramos que el fenómeno general (aparición de frentes de vegetación mediado por los animales) se mantiene. La dependencia de la velocidad del frente con el parámetro τ se invierte (decae) con respecto al modelo de una componente.

En nuestro modelo, el coeficiente de difusión de los animales junto con el tiempo de paso de las semillas por su tracto digestivo, determinan la velocidad de propagación del frente de vegetación. Nosotros estudiamos el efecto inducido por el retardo asociado al transporte de las semillas mediado por los animales. Un retardo grande implica un tiempo grande en el que la semilla se dispersa antes de depositarse en un sitio nuevo. Resulta ser que, cuanto mayor es ese retardo, más rápido se propaga el frente de vegetación.

Dado que las ecuaciones diferenciales acopladas que planteamos no pueden resolverse exactamente, desarrollamos un modelo basado en simulaciones en una y dos dimensiones para el proceso de dispersión. Como resultado no solo hallamos un frente de onda con velocidad creciente con el retardo sino que, además, pudimos extender el resultado a dos dimensiones (ver Sección 3.4 del Capítulo 3).

Cabe destacar que el estudio que hicimos nosotros de este modelo no abarca todos los aspectos posibles de las soluciones del sistema. En particular, estudiamos un fenómeno puntualmente: la velocidad de invasión del frente. Sin embargo, podrían explorarse otros problemas dinámicamente interesantes de la topología, del coeficiente de difusión o de la distribución de los recursos. También sería interesante extender este estudio al problema de tres componentes. Además, en este modelo caracterizamos el movimiento del dispersor como un fenómeno difusivo. Sin embargo, podríamos considerar otros mecanismos de transporte más realistas y estudiar nuevamente el comportamiento.

En la segunda etapa de esta tesis, comenzamos un trabajo experimental con el objetivo de incorporar datos de movimiento de la especie que motivó este trabajo teórico. Comenzamos en el año 2017 el diseño y desarrollo de experimentos para monitorear el movimiento de *D. gliroides* en el bosque usando técnicas de radiotelemetría. En menos de dos años logramos obtener datos de movimiento usando técnicas complementarias: medición de potencia (ver Sección 4.2 del Capítulo 4) y medición de diferencia

de fase (Sección 4.3). Las metodologías que usamos permiten estimar trayectorias del animal durante los tiempos de medición, analizar su *home range*, establecer horas de mayor y menor actividad, comparar cantidad de movimiento las noches de mayor y menor claridad, etc. Sin embargo, aún queda mucho trabajo por hacer: debemos monitorear una mayor cantidad de individuos y lograr mayor autonomía del sistema de adquisición, entre otros objetivos pendientes. Consideramos que la metodología tiene gran utilidad para responder preguntas básicas sobre la biología de especies como *D. gliroides* y, asimismo, el sistema resulta de gran aplicabilidad para el seguimiento de otras especies.

6

Apéndice A

Para conveniencia del lector, citamos a continuación algunos de los pasos de la demostración del Teorema 3.2 expuesto en la Sección del Capítulo [143]. De este teorema se desprende la relación entre c y τ que se muestra en (3.25). Por la definición de frentes de onda, necesitamos buscar una función monótona $\phi(t)$ que satisfaga la ecuación siguiente:

$$c\phi'(t) = D_m\phi''(t) - d_m\phi(t) + r \int_{-\infty}^{+\infty} \phi(t - c\tau - y)(1 - \beta\phi(t - c\tau - y))f_\alpha(y)dy \quad (6.1)$$

con condiciones de contorno $\phi(-\infty) = 0$, $\phi(\infty) = \frac{r-d_m}{r\beta} := K$ y donde $f_\alpha(x) = \frac{1}{\sqrt{4\pi\alpha}}e^{-\frac{x^2}{4\alpha}}$.

La Ecuación (6.1) es una ecuación de segundo orden *mixta* (en tanto tiene argumentos con *delay*). Definimos un conjunto de funciones para la Ecuación (3.24) como: $\Gamma^* = \phi \in C(\mathbb{R}, \mathbb{R})$:

$$(i)\phi \text{ es no-decreciente en } \mathbb{R}, \text{ y } (ii) \lim_{t \rightarrow -\infty} \phi(t) = 0, \lim_{t \rightarrow \infty} \phi(t) = K.$$

También definimos $H^* : C(\mathbb{R}, \mathbb{R}) \rightarrow C(\mathbb{R}, \mathbb{R})$ como

$$H^*(\phi)(t) = r \int_{-\infty}^{+\infty} \phi(t - c\tau - y)(1 - \beta\phi(t - c\tau - y))f_\alpha(y)dy, \quad (6.2)$$

donde $\phi \in C(\mathbb{R}, \mathbb{R})$ y $t \in \mathbb{R}$. El operador H^* tiene ciertas propiedades indicadas en el siguiente lema:

Lema 3.1: Para cualquier $\phi \in \Gamma^*$ tenemos:

1. $H^*(\phi)(t) \geq 0, \forall t \in \mathbb{R}$;
2. $H^*(\phi)(t)$ es no-decreciente en $t \in \mathbb{R}$;
3. $H^*(\psi)(t) \leq H^*(\phi)(t), \forall t \in \mathbb{R}$; mientras que $\psi \in C(\mathbb{R}, \mathbb{R})$ sea tal que $0 \leq \psi(t) \leq \phi(t) \leq K$ para $t \in \mathbb{R}$.

Definimos las soluciones superior e inferior para la Ecuación (6.1) como sigue:

Definición: Una función $\phi \in C(\mathbb{R}, \mathbb{R})$ se llama solución superior (o inferior) de (6.1) si es diferenciable en casi todos lados y satisface la desigualdad siguiente:

$$c\phi'(t) \geq D_m\phi''(t) - d_m\phi(t) + H^*(\phi)(t)$$

$$(c\phi'(t) \leq D_m\phi''(t) - d_m\phi(t) + H^*(\phi)(t))$$

Ahora asumamos que una solución superior $\bar{\phi} \in \Gamma^*$ y una solución inferior $\underline{\phi}$ de la Ecuación (6.1) están dadas (después veremos cómo obtenerlas) de modo que:

$$0 \leq \underline{\phi}(t) \leq \bar{\phi}(t) \leq K, \forall t \in \mathbb{R}; \quad (6.3)$$

$$\underline{\phi}(t) \neq 0. \quad (6.4)$$

Consideremos ahora el siguiente esquema de iteración:

$$cw'_n(t) = D_mw''_n(t) - d_mw_n(t) + H^*(w_{n-1})(t), \quad (6.5)$$

donde $t \in \mathbb{R}$ y $n = 1, 2, \dots$ con las condiciones de contorno $\lim_{t \rightarrow -\infty} w_n(t) = 0$ y $\lim_{t \rightarrow \infty} w_n(t) = K$, donde $w_0 = \bar{\phi}$. La resolución de la Ecuación (6.5) (con las condiciones de contorno dadas) para $n = 1, 2, \dots$, lleva a una sucesión de funciones $\{w_n\}$ con $n = 1, \dots, \infty$ dada por:

$$w_0(t) = \bar{\phi}(t), t \in \mathbb{R},$$

$$w_n(t) = \frac{1}{D_m(\beta_2 - \beta_1)} \left[\int_{-\infty}^t e^{\beta_1(t-s)} H^*(w_{n-1})(s) ds + \int_t^{\infty} e^{\beta_2(t-s)} H^*(w_{n-1})(s) ds \right] \quad (6.6)$$

donde $t \in \mathbb{R}$, $n = 1, 2, \dots$, y

$$\beta_1 = \frac{c - \sqrt{c^2 + 4D_md_m}}{2D_m},$$

$$\beta_2 = \frac{c + \sqrt{c^2 + 4D_md_m}}{2D_m}. \quad (6.7)$$

Usando el lema, podemos establecer el siguiente resultado:

Teorema 3.3: La secuencia de funciones $\{w_n\}$ con $n = 0, \dots, \infty$ satisface:

- (i) $w_n \in \Gamma^*$, $\forall n = 1, 2, \dots$,
- (ii) $\underline{\phi}(t) \leq w_n(t) \leq w_{n-1}(t) \leq \bar{\phi}(t)$, $\forall n = 1, 2, \dots$ y $t \in \mathbb{R}$,
- (iii) cada w_n es una solución superior de (6.1)
- (iv) $\phi(t) := \lim_{n \rightarrow \infty} w_n(t)$ es una solución de (6.1) con las condiciones de contorno dadas.

De este teorema se desprende que la existencia de ondas viajeras para la Ecuación

(3.24) es consecuencia de la existencia de un par de soluciones superior e inferior de (6.1) satisfaciendo la relación (6.3) y (6.4). Este teorema además provee una manera de aproximar el frente de onda. En lo que sigue, vamos a construir dicho par de soluciones bajo las condiciones del Teorema 3.2. Para esto, linealizamos (6.1) alrededor de 0 y queda:

$$c\phi'(t) = D_m\phi''(t) - d_m\phi(t) + r \int_{-\infty}^{+\infty} \phi(t - cr - y)f_\alpha(y)dy,$$

cuya ecuación característica es:

$$\Delta_c^*(\lambda) := re^{\alpha\lambda^2 - \lambda c\tau} - (c\lambda + d_m - D_m\lambda^2).$$

Esto es fácil de mostrar:

Lema 3.4: Bajo cada una de las condiciones del Teorema 3.2, $\Delta_c^*(\lambda) = 0$ tiene dos raíces reales positivas $\lambda_1 < \lambda_2$ y:

$$\Delta_c^*(\lambda) = \begin{cases} > 0 \text{ para } \lambda < \lambda_1, \\ < 0 \text{ para } \lambda \in (\lambda_1, \lambda_2), \\ > 0 \text{ para } \lambda > \lambda_2. \end{cases}$$

La prueba de este lema consiste en analizar las propiedades de las dos funciones $h(\lambda) = re^{\alpha\lambda^2 - \lambda c\tau}$ y $g(\lambda) = c\lambda + d_m - D_m\lambda^2$ usando cálculo elemental y lo omitimos.

Dadas las condiciones del Teorema 3.2, podemos elegir $\epsilon > 0$ tal que $\epsilon < \lambda_1 < \lambda_1 + \epsilon < \lambda_2$. Usando estas constantes positivas, podemos definir funciones $\bar{\phi}$ y $\underline{\phi}$ como

$$\bar{\phi} = \min \{K, Ke^{\lambda_1 t}\},$$

$$\underline{\phi} = \max \{0, K(1 - Me^{\epsilon t})e^{\lambda_1 t}\},$$

donde $M > 1$ es una constante a determinar. Las funciones $\bar{\phi}$ y $\underline{\phi}$ satisfacen las relaciones (6.3) y (6.4). Lo que falta es mostrar que $\bar{\phi}$ es una solución superior y $\underline{\phi}$ es una solución inferior de la Ecuación (6.1) como se afirma en el siguiente lema:

Lema 3.5:

1. $\bar{\phi}(t)$ es una solución superior de la Ecuación (6.1) y $\bar{\phi}(t) \in \Gamma^*$;
2. $\underline{\phi}(t)$ es una solución inferior de la Ecuación (6.1) si se elige M tal que

$$M \geq \frac{r\beta KG}{-\Delta_c^*(\lambda_1 + \epsilon)},$$

donde

$$G = \int_{-\infty}^{+\infty} e^{-2\lambda_1(y+cr)}(1 + e^{-\epsilon(y+cr)})^2 f_\alpha(y)dy < \infty.$$

La prueba de este lema es de verificación directa y la omitimos. Finalmente, el Teorema 3.2 se sigue del Teorema 3.3 y de los Lemas.

7

Apéndice B



Municipalidad de San Carlos de Bariloche
Subsecretaría de Medio Ambiente
Dirección de Áreas Protegidas

AUTORIZACIÓN DE **INVESTIGACIÓN**

Por medio de la presente **SE AUTORIZA** al **Dr. Agustin Vitali DNI 37.670.661**, responsable ante la Municipalidad de San Carlos de Bariloche del proyecto *"Dinámicas Espaciales y Temporales de Monito del Monte y Quintral"* junto a los investigadores **Amico Guillermo D.N.I. 24.670.354** **Juan M. MORALES DNI 20.642.888**, **Yamila SASAL DNI 24.148.728**, **Soledad VAZQUEZ DNI 31.670.661** y **Agustina BALAZOTE OLIVER DNI 32.821.540** a realizar dentro del Parque Municipal Llao Llao las siguientes actividades: 1. Medición de las plantas con frutos carnosos en una superficie de 100 x 100 metros. 2. Medición de variables en vegetación, fenología de plantas y sobrevivencia de plántulas. Las plantas se revisarán al menos una vez por mes durante la época de fructificación para notar cambios en la disponibilidad de frutos con el tiempo. 3. Trampeo de monito del monte en dos grillas de 25 trampas cada una. Las trampas se colocarían cada 15 metros formando una estrella y serían operadas durante 4 noches por mes durante el verano del 2018-2019. 4. Marcado de monitos mediante PIT-Tags. 5. Colocación de Cámaras trampas para estudiar la actividad y movimiento del monito del monte y colocar radios de telemetría

Dichas actividades se desarrollaran entre **octubre/2018 y mayo/2019**.

Asimismo se le informa que debe contar con la autorización correspondiente de la Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Provincia de Río Negro como también conocer y cumplir en todo momento la normativa vigente.

Subsecretaría de Medio Ambiente
24 de septiembre Nº 12, San Carlos de Bariloche - 294 443 0648
evaluacionambientalmcscb@bariloche.gov.ar

www.bariloche.gov.ar
MunicipalidadDeBariloche

"No a la Violencia de Género. Ni Una Menos" (Ordenanza 2711-CM-2015)



Se adjunta listado de Investigadores:

Laila Daniela Kazimierski
DNI 32890728

Guillermo Abramson
DNI 17199922

Karina Laneri
DNI 23276602

Nicolás Esteban Catalano
DNI 27363718

Cristian Javier Roddick
DNI 28236544

Pablo Alejandro Costanzo Caso
DNI 25948293

San Carlos de Bariloche, 17 de septiembre de 2018.-
Nota N° 215-DAP-18.-

Bibliografía

- [1] Okubo, A. Diffusion and ecological problems. Springer-Verlag, 1980.
- [2] Bolker, B., Pacala, S. Using moment equations to understand stochastically driven spatial pattern formation in ecological systems. *Theor. Pop. Biol.*, **52**, 179–197, 1997.
- [3] Pastor-Satorras, R., Diaz-Guilera, A. Diffusion and ecological problems. Springer-Verlag, 2003.
- [4] Dieckmann, U., Law, R., Metz, J. A. J. The geometry of ecological interactions. Cambridge University Press, 2000.
- [5] Watts, D., Strogatz, S. Collective dynamics of “small-world” networks. *Theor. Pop. Biol.*, **393**, 440–442, 1998.
- [6] Amaral, L. A. N., Scala, A., Barthélemy, M., Stanley, H. E. Classes of small-world networks. *PNAS*, **97**, 11149–11152, 2000.
- [7] Abramson, G., Kuperman, M. N. Social games in a social network. *Phys. Rev. E*, **63**, 2000.
- [8] Kuperman, M. N., Abramson, G. Small world effect in an epidemiological model. *Phys. Rev. Lett.*, **86**, 2909–2912, 2001.
- [9] Morelli, L. G., Abramson, G., Kuperman, M. N. Associative memory on a small-world neural network. *Eur. Phys. J. B*, **38**, 495–500, 2004.
- [10] Gurovich, Y., Stannard, H. J., Old, J. M. The presence of the marsupial *Dromiciops gliroides* in parque nacional los alerces, chubut, southern Argentina, after the synchronous maturation and flowering of native bamboo and subsequent rodent irruption. *Revista Chilena de Historia Natural*, **88**, 17, 2015.
- [11] Amico, G., Aizen, M. A. Ecology: Mistletoe seed dispersal by a marsupial. *Nature*, **408(6815)**, 929–930, 2000.

- [12] Amico, G. C., Vidal-Russell, R., Nickrent, D. L. Phylogenetic relationships and ecological speciation in the mistletoe tristerix (loranthaceae): the influence of pollinators, dispersers, and hosts. *American Journal of Botany*, **94**, 558–567, 2007.
- [13] Morales, J. M., Fortin, D., Frair, J., Merrill, E. Adaptive models for large herbivore movements in heterogeneous landscapes. *Landscape Ecology*, **20**, 301–316, 2005.
- [14] Morales, J. M., Moorcroft, P., Matthiopoulos, J., Frair, J., Kie, J., Powell, R., *et al.* Adaptive models for large herbivore movements in heterogeneous landscapes. *Landscape Ecology*, **20**, 301–316, 2005.
- [15] Nathan, R. An emerging movement ecology paradigm. *PNAS*, **105**, 19050–19051, 2008.
- [16] Smouse, P., Focardi, S., Moorcroft, P., Kie, J., Forester, J., Morales, J. M. Stochastic modelling of animal movement. *Phil. Trans. Roy. Soc. B*, **365**, 2201–2211, 2010.
- [17] Carlo, T. A., Morales, J. M. Inequalities in frugivory and seed dispersal: consequences of bird behaviour, neighbourhood density and landscape aggregation. *J. of Ecology*, **96**, 609–618, 2008.
- [18] Morales, J. M., Carlo, T. A. The effects of plant distribution and frugivore density on the scale and shape of dispersal kernels. *Ecology*, **87**, 1489–1496, 2006.
- [19] Abramson, G., Kuperman, M. N., Morales, J. M., Miller, J. C. Space use by foragers consuming renewable resources. *Eur. Phys. J. B*, **87**, 100, 2014.
- [20] Nathan, R. Long-distance dispersal of plants. *Science*, **313**, 786–788, 2006.
- [21] Traveset, A., Robertson, A. W., Rodriguez-Perez, J. A review on the role of endozoochory in seed germination. seed dispersal: theory and its application in a changing world. *CABI Publishing, Wallingford*, págs. 78–101, 2007.
- [22] Herrera, C. M., Pellmyr, O. Seed dispersal by vertebrates. *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*, págs. 185–208, 2002.
- [23] Herrera, C. M., Jordano, P., Lopez-Soria, L., Amat, J. A. Recruitment of a mast fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological monographs*, **64**, 315–344, 1994.
- [24] Wang, B. C., Smith, T. B. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology Evolution*, **17**, 379–386, 2002.

- [25] Jordano, P. Pre-dispersal biology of pistacia lentiscus (anacardiaceae): cumulative effects on seed removal by birds. *Oikos*, **55**, D386, 1989.
- [26] Herrera, C. M., Jordano, P., Guitián, J., Traveset, A. Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept: reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. *The American Naturalist*, **152**, 576–594, 1998.
- [27] Schupp, E. W., Fuentes, M. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Ecoscience*, **2**, 267–275, 1995.
- [28] Morales, J. M., Ellner, S. P. Scaling up animal movements in heterogeneous landscapes: the importance of behavior. *Ecology*, **83**, 2240–2247, 2002.
- [29] Morales, J. M., Haydon, D. T., Frair, J., Holsinger, K. E., Fryxell, J. M. Extracting more out of relocation data: building movement models as mixtures of random walks. *Ecology*, **85**, 2436–2445, 2004.
- [30] Amico, G. C., Rodríguez-Cabal, M., Aizen, M. A. Geographic variation in fruit colour is associated with contrasting seed disperser assemblages in a south-andean mistletoe. *Ecography*, **34**, 318–326, 2011.
- [31] Aizen, M. A., Vazquez, D., Smith-Ramirez, C. Historia natural y conservación de los mutualismos planta-animal del bosque templado de sudamérica austral. *Revista Chilena de Historia Natural*, **75**, 79–97, 2002.
- [32] Traveset, A., Heleno, R., Nogales, M. The ecology of seed dispersal. *The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, **3**, 62–93, 2013.
- [33] Reid, N. Coevolution of mistletoes and frugivorous birds? *Austral Ecology*, **16**, 457–469, 1991.
- [34] Aizen, M. A. Influences of animal pollination and seed dispersal on winter flowering in a temperate mistletoe. *Ecology*, **84**, 2613–2627, 2003.
- [35] Rodríguez-Cabal, M. A., García, M. N. B., Amico, G. C., Aizen, M. A., Sanders, N. Node- by-node disassembly of a mutualistic interaction web driven by species introduction. *Ecology*, **110**, 16503–16507, 2013.
- [36] Amico, G. C., Rodríguez-Cabal, M. A., Aizen, M. A. The potential key seed-dispersing role of the arboreal marsupial *Dromiciops gliroides*. *Acta Oecologica*, **35**, 8–13, 2009.

- [37] Rodríguez-Cabal, M. A., Aizen, M. A., Novaro, A. J. Habitat fragmentation disrupts a plant-disperser mutualism in the temperate forest of south america. *Biological Conservation*, **139**, 195–202, 2007.
- [38] Fontúrbel, F., Franco, M., Rodríguez-Cabal, M. A., Rivarola, M. D., Amico, G. C. Ecological consistency across space: a synthesis of the ecological aspects of *Dromiciops gliroides* in Argentina and Chile. *Naturwissenschaften*, **99**, 873–881, 2012.
- [39] Carlo, T., Aukema, J., Morales, J. M. Plant-frugivore interactions as spatially explicit networks: integrating frugivore foraging with fruiting plant spatial patterns. *Seed dispersal: theory and its application in a changing world*, págs. 369–390, 2007.
- [40] Sasal, Y., Morales, J. M. Linking frugivore behavior to plant population dynamics. *Oikos*, **122**, 95–103, 2013.
- [41] Díaz, G. B., Ojeda, R. A. Libro Rojo de los mamíferos Amenazados de la Argentina. SAREM, Mendoza: Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, 2000.
- [42] Fuentes, M., Kuperman, M., Kenkre, V. Nonlocal interaction effects on pattern formation in population dynamics. *Phys. Rev. Lett.*, **91**, 158104, 2003.
- [43] Abramson, G., Giuggioli, L., Parmenter, R. R., Kenkre, V. M. Quasi-one-dimensional waves in rodent populations in heterogeneous habitats: A consequence of elevational gradients on spatio-temporal dynamics. *J. of Theoretical Biology*, **319**, 96–101, 2013.
- [44] Mikhailov, A., Calenbuhr, V. From Cells to Societies. Springer, 2006.
- [45] Schat, C. L., Kuperman, M. N., Wio, H. S. An exact analytical solution of a three-component model for competitive coexistence. *Math. Biosci.*, **131**, 205, 1996.
- [46] Viswanathan, G. M., da Luz, M. G. E., Raposo, E. P., Stanley. The physics of foraging: an introduction to random searches and biological encounters. Cambridge University Press, 2011.
- [47] Viswanathan, G. M., Afanasyev, V., Buldyrev, S. V., Murphy, E. J., Prince, P. A., Stanley, H. E. Lévy flight search patterns of wandering albatrosses. *Nature*, **381**, 413–415, 1996.

- [48] Giuggioli, L., Sevilla, F. J., Kenkre, V. M. A generalized master equation approach to modelling anomalous transport in animal movement. *J. Phys. A: Math. Theor.*, **42**, 43, 2009.
- [49] Borger, L., Dalziel, B. D., Fryxell, J. M. Are there general mechanisms of animal home range behaviour? a review and prospects for future research. *Ecol. Lett.*, **11**, 637, 2008.
- [50] Turchin, P. Quantitative analysis of movement: measuring and modeling population redistribution in animals and plants. Sunderland, Massachusetts, USA: Sinauer Associates, 1998.
- [51] Ohashi, K., Thomson, J. D., D'Souza, D. Trapline foraging by bumble bees: Iv. optimization of route geometry in the absence of competition. *Behav. Ecol.*, **18**, 1, 2007.
- [52] Bartumeus, F., Catalan, J., Fulco, U. L., Lyra, M. L., Viswanathan, G. M. Optimizing the encounter rate in biological interactions, lévy versus brownian strategies. *Phys Rev Lett*, **88**, 097901–1–4, 2002.
- [53] Fronhofer, E. A., Hovestadt, T., Poethke, H. J. From random walks to informed movement. *Oikos*, **122**, 857–866, 2013.
- [54] Burt, W. H. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *J. Mammal*, **24**, 346, 1943.
- [55] Ovaskainen, O. Habitat specific movement parameters estimated using mark recapture data and a diffusion model. *Ecology*, **85**, 242–257, 2004.
- [56] Johnson, D. H. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, **61**, 65–71, 1980.
- [57] Rabenold, K. N., Bromer, W. R. Plant communities as animal habitats: effects of primary resources on the distribution and abundance of animals. *Plant Animal Interactions*, págs. 291–353, 1989.
- [58] Tan, Z. J., Zou, X. W., Huang, S. Y., Zhang, W., Jin, Z. Z. Random walk with memory enhancement and decay. *Phys. Rev. E*, **65**, 041101, 2002.
- [59] Schütz, G. M., Trimper, S. Elephants can always remember: exact long-range memory effects in a non-markovian random walk. *Phys. Rev. E*, **70**, 045101, 2004.
- [60] Flory, P. Principles of Polymer Chemistry. Cornell University Press, 1953.

- [61] de Gennes, P. G. *Scaling Concepts in Polymer Physics*. Cornell University Press, 1979.
- [62] Schulz, B., Trimper, S. Random walks in two-dimensional glass-like environments. *Phys. Lett. A*, **256**, 266, 1999.
- [63] Schulz, B., Trimper, S. Feedback-induced localization in random walks. *Phys. Rev. B*, **64**, 233101, 2001.
- [64] Keshet, U., Hod, S. Survival probabilities of history-dependent random walks. *Phys. Rev. E*, **72**, 046144, 2005.
- [65] Paraan, F. N. C., Esguerra, J. P. Exact moments in a continuous time random walk with complete memory of its history. *Phys. Rev. E*, **74**, 032101, 2006.
- [66] Sapozhnikov, V. B. Self-attracting walk with $\nu = 1/2$. *J. Phys. A: Math. Gen.*, **27**, L151, 1994.
- [67] A. Ordemann, S. H., G. Berkolaiko, Bunde, A. Swelling-collapse transition of self-attracting walks. *Phys. Rev. E*, **61**, R1005, 2000.
- [68] Ordemann, A., Tomer, E., Berkolaiko, G., Havlin, S., Bunde, A. Structural properties of self-attracting walks. *Phys. Rev. E*, **64**, 046117, 2001.
- [69] Levey, D. J., Bolker, B. M., Tewksbury, J. J., Sargent, S., Haddad, N. M. Effects of landscape corridors on seed dispersal by birds. *Science*, **309**, 146–148, 2005.
- [70] Herrera, J. M., Morales, J. M., García, D. Differential effects of fruit availability and habitat cover for frugivore-mediated seed dispersal in a heterogeneous landscape. *J Ecol.*, **99**, 1100–1107, 2011.
- [71] Cresswell, J. E. Spatial heterogeneity, pollinator behaviour and pollinator-mediated gene flow: bumblebee movements in variously aggregated rows of oil-seed rape. *Oikos*, **78**, 546–556, 1997.
- [72] Kazimierski, L. D., Abramson, G., Kuperman, M. N. Random walk model to study cycles emerging from the exploration-exploitation trade-off. *Phys. Rev. E*, **91**, 012124, 2015.
- [73] Barton, K. A., Phillips, B. L., Morales, J. M., Travis, J. M. J. The evolution of an ‘intelligent’ dispersal strategy, biased, correlated random walks in patchy landscapes. *Oikos*, **118**, 309–319, 2009.
- [74] Benhamou, S. How many animals really do the lévy walk? *Ecology*, **88**, 1962–1969, 2007.

- [75] Edwards, A. M., Phillips, R. A., Watkins, N. W., Freeman, M. P., Murphy, E. J., Afanasyev, V., *et al.* Revisiting lévy flight search patterns of wandering albatrosses, bumblebees and deer. *Nature*, **449**, 1044–U1045, 2007.
- [76] Reynolds, A. M. Distinguishing between lévy walks and strong alternative models. *Ecology*, **93**, 1228–1233, 2012.
- [77] Boyer, D., Miramontes, O., Larralde, H. Lévy-like behaviour in deterministic models of intelligent agents exploring heterogeneous environments. *J. Phys. A: Math. Theor.*, **42**, 434015, 2009.
- [78] Giuggioli, L., Abramson, G., Kenkre, V. M. Theory of home range estimation from mark-recapture measurements of animal populations. *J. Theor. Biol.*, **240**, 126–135, 2006.
- [79] Lima, G. F., Martinez, A. S., Kinouchi, O. Deterministic walks in random media. *Phys. Rev. Lett.*, **87**, 010603, 2001.
- [80] Shipley, L. A., Spalinger, D. E. Mechanics of browsing in dense food patches: effects of plant and animal morphology on intake rate. *Can. J. Zool.*, **70**, 1743–1752, 1992.
- [81] Moen, R., Pastor, J., Cohen, Y. A spatially explicit model of moose foraging and energetics. *Ecology*, **78**, 505, 1997.
- [82] Illius, A. W., Gordon, I. J., Elston, D. A., Milne, J. D. Diet selection in goats: a test of intake-rate maximization. *Ecology*, **80**, 1008, 1999.
- [83] Fryxell, J. M., Wilmshurst, J. F. Predictive models of movement by Serengeti grazers. *Ecology*, **85**, 2429, 2004.
- [84] Spalinger, D. E., Hobbs, N. T. Mechanisms of foraging in mammalian herbivores: new models of functional response. *Am. Nat.*, **140**, 325, 1992.
- [85] Ginnett, T. F., Demment, M. W. The functional response of herbivores: analysis and test of a simple mechanistic model. *Funct. Ecol.*, **9**, 376, 1995.
- [86] Laca, E. A., Ungar, E. D., Demment, M. W. Mechanisms of handling time and intake rate of a large mammalian grazer. *Applied Animal Behaviour Science*, **39**, 3, 1994.
- [87] Ungar, E. D., Ravid, N., Zada, T., Ben-Moshe, E., Yonatan, R., Baram, H., *et al.* The implications of compound chew–bite jaw movements for bite rate in grazing cattle. *Applied Animal Behaviour Science*, **98**, 183–195, 2006.

- [88] Shipley, L. A. The influence of bite size on foraging at larger spatial and temporal scales by mammalian herbivores. *Oikos*, **116**, 1964–1974, 2007.
- [89] Chacon, E., Stobbs, T. H. Influence of progressive defoliation of a grass sward on the eating behaviour of cattle. *Australian J. Agric. Res.*, **27**, 709, 1976.
- [90] Hodgson, J. Variations in the surface characteristics of the sward and the short-term rate of herbage intake by calves and lambs. *Grass Forage Sci.*, **36**, 49, 1981.
- [91] Hodgson, J. The control of herbage intake in the grazing ruminant. *Proc. Nutr. Soc.*, **44**, 339, 1985.
- [92] Neupane, R. C., Powell, J. A. Mathematical model of seed dispersal by frugivorous birds and migration potential of pinyon and juniper in utah. *Applied Mathematics*, **6**, 1506–1523, 2015.
- [93] Wenny, D. G. Advantage of seed dispersal: a re-evaluation of directed dispersal. *Evolutionary Ecology Research*, **3**, 51–74, 2001.
- [94] Ridley, H. N. The dispersal of plants throughout the world. Reeve, Asford, UK, 1930.
- [95] Murray, D. R. Seed dispersal. Academic Press, Sydney, 1986.
- [96] Bullock, J. M., Kenward, R. E., Hails, R. S. Dispersal ecology: The 42nd symposium of the british ecological society held at the university of reading. *Am. J. Bot.*, Blackwell, Oxford, 2002.
- [97] Nathan, R., Muller-Landau, H. C. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 278–285, 2000.
- [98] Russo, S. E., Portnoy, S., Augspurger, C. K. Incorporating animal behavior into seed dispersal models: implications for seed shadows. *Ecology*, **87**, 3160–3174, 2006.
- [99] Spiegel, O., Nathan, R. Incorporating dispersal distance into the disperser effectiveness framework: frugivorous birds provide complementary dispersal to plants in a patchy environment. *Ecology Letters*, **10**, 718–728, 2007.
- [100] Ford, R. G., Krumme, D. W. The analysis of space use patterns. *J. Theor. Biol.*, **76**, 125, 1979.

- [101] Grinstead, C. M., Snell, J. L. Introduction to probability. American Mathematical Society, 1997.
- [102] Pólya, G. *Math. Ann.*, **84**, 149, 1921.
- [103] Montroll, E. W. Random walks in multidimensional spaces, especially on periodic lattices. *J. SIAM*, **4**, 241, 1956.
- [104] Stamps, J. A., Krishnan, V. V. A learning-based model of territory establishment. *Q. Rev. Biol.*, **74**, 291, 1999.
- [105] Moorter, B. V., Visscher, D., Benhamou, S., Börger, L., Boyce, M. S., Gaillard, J. M. Memory keeps you at home: a mechanistic model for home range emergence. *Oikos*, **118**, 641, 2009.
- [106] Fawcett, T. W., Fallenstein, B., Higginson, A. D., Houston, A. I., Mallpress, D. E. W., Trimmer, P. C., *et al.* The evolution of decision rules in complex environments. *Trends Cogn Sci.*, **18**, 153, 2014.
- [107] Gaffan, E. A., Davies, J. The role of exploration in win-shift and win-stay performance on a radial maze. *Learning and Motivation*, **12**, 282–299, 1981.
- [108] Eliassen, S., Jørgensen, C., Mangel, M., Giske, J. Exploration or exploitation: life expectancy changes the value of learning in foraging strategies. *Oikos*, **116**, 513, 2007.
- [109] Bell, W. J. Searching behaviour: the behavioural ecology of finding resources. London, UK: Animal Behaviour Series, Chapman & Hall, 1991.
- [110] MacArthur, R. H., Pianka, E. R. On the optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.*, **100**, 603–609, 1966.
- [111] Pyke, G. H., Pulliam, H. R., Charnov, E. L. Optimal foraging-selective review of theory and tests. *Q. J. Biol.*, **52**, 137–154, 1977.
- [112] Stephens, D. W., Krebs, J. R. Foraging theory. Princeton: NJ: Princeton University Press, 1986.
- [113] Virgilio, A. D., Amico, G. C., Morales, J. M. Behavioral traits of the arboreal marsupial *Dromiciops gliroides* during *Tristerix corymbosus* fruiting season. *J. Mammal.*, **95**, 1189–1198, 2014.
- [114] Charnov, E. L. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.*, **9**, 129–136, 1976.

- [115] Fortin, D., Boyce, M. S., Merrill, E. H. Multitasking by mammalian herbivores: overlapping processes during foraging. *Ecology*, **85**, 2312–2322, 2004.
- [116] Pellew, R. A. Food consumption and energy budgets of the giraffe. *J. Appl. Ecol.*, **21**, 141–159, 1984.
- [117] Bergman, C. M., Fryxell, J. M., Gates, C. C., Fortin, D. Ungulate foraging strategies: energy maximizing or time minimizing. *J. Anim. Ecol.*, **70**, 289–300, 2001.
- [118] Howe, H. F., Smallwood, J. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **13**, 201–228, 1982.
- [119] Schupp, E. W. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio*, **107/108**, 15–29, 1993.
- [120] Schupp, E. W., Jordano, P., Gomez, J. M. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist*, **188**, 333–353, 2010.
- [121] Bullock, J. M., Mallada, G. L., Tamme, R., Gtzenberger, L., White, S. M., Prtel, M., *et al.* A synthesis of empirical plant dispersal kernels. *J. Ecol.*, **105**, 6–19, 2017.
- [122] Tamme, R., Gtzenberger, L., Zobel, M., Bullock, J. M., Hooftman, D. A. P., Kaasik, A., *et al.* Predicting species' maximum dispersal distances from simple plant traits. *Ecology*, **95**, 505–513, 2014.
- [123] Muller-Landau, H. C., Wright, S. J., Caldern, O., Condit, R., Hubbell, S. P. Interspecific variation in primary seed dispersal in a tropical forest. *J. Ecology*, **96**, 653–667, 2008.
- [124] Pitelka, L. F. Plant migration and climate change. *Am. Sci.*, **85**, 464–473, 1997.
- [125] Cain, M. L., Milligan, B. G., Strand, A. E. Long-distance seed dispersal in plant populations. *Am. J. Bot.*, **87**, 1217–1227, 2000.
- [126] Dore, W. G., Raymond, L. C. Viable seeds in pasture soil and manure. *Sci. Agric.*, **23**, 69–79, 1942.
- [127] Welch, D. Studies in the grazing of heather moorland in northeast scotland. iv. seed dispersal and plant establishment in dung. *J. Appl. Ecol.*, **22**, 461–472, 1985.
- [128] Malo, J. E., Jiménez, B., Suárez, F. Herbivore dunging and endozoochorous seed deposition in a mediterranean dehesa. *J. Range Manage*, **53**, 322–328, 2000.

- [129] Heinken, T., Hanspach, H., Raudnitschka, D., Schaumann, F. Dispersal of vascular plants by four species of wild mammals in a deciduous forest in ne germany. *Phytocoenologia*, **32**, 627–643, 2002.
- [130] Vellend, M., Myers, J. A., Gardescu, S., Marks, P. L. Dispersal of trillium seeds by deer: implications for long-distance migration of forest herbs. *Ecology*, **84**, 1067–1072, 2003.
- [131] Murray, K. G. Avian seed dispersal of three neotropical gap-dependent plants. *Ecological Monographs*, **58**, 271–298, 1988.
- [132] Pakeman, R. J. Plant migration rates and seed dispersal mechanisms. *J. Biogeography*, **28**, 795–800, 2001.
- [133] Neubert, M. G., Caswell, H. Demography and dispersal: Calculation and sensitivity analysis of invasion speed for structured populations. *Ecology*, **81**, 1613–1628, 2000.
- [134] Neubert, M. G., Kot, M., Lewis, M. A. Dispersal and pattern formation in a discrete-time predator-prey model. *Theoretical Population Biology*, **48**, 7–43, 1995.
- [135] Hadeler, K. P., Ruan, S. Interaction of diffusion and delay. *Discrete and Continuous Dynamical Systems-Series B*, **8**, 95–105, 2007.
- [136] Morita, Y. Desestabilization of periodic solutions arising in delay-diffusion systems in several space dimensions. *Japan J. Appl. Math.*, **1**, 39–65, 1984.
- [137] de Oliveira, L. A. F. Inestability of homogeneous periodic solutions of parabolic-delay equations. *J. Differential Equations*, **109**, 42–76, 1994.
- [138] Faria, T. Bifurcation aspects for some delayed population models with diffusion. *Fields Institute Communications*, **21**, 143–158, 1999.
- [139] Freitas, P. Some results on the stability and bifurcation of stationary solutions of delay-diffusion equations. *J. Math. Anal. Appl.*, **206**, 59–82, 1997.
- [140] Murray, J. D. Mathematical Biology. Springer, Berlin, 1989.
- [141] Estrada, R., Kanwal, R. P. Asymptotic analysis. Birkhauser, 1994.
- [142] Wu, J., Zou, X. Traveling wave fronts of reaction-diffusion systems with delay. *J. Dynamics Differential Equations*, **13**, 651–687, 2001.

- [143] Zou, X. Delay induced traveling wave fronts in reaction diffusion equations of kpp-fisher type. *Journal of Computational and Applied Mathematics*, **146**, 309–321, 2002.
- [144] Kelt, D. A., Martinez, D. R. Notes on distribution and ecology of two marsupials endemic to the valdivian forests of southern south america. *Journal of Mammalogy*, **70**, 220–224, 1989.
- [145] Martin, G. M. Geographic distribution and historical occurrence of *Dromiciops gliroides* (Metatheria: Microbiotheria). *Journal of Mammalogy*, **91**, 1025–1035, 2010.
- [146] Fontúrbel, F. E., Jiménez, J. Environmental and ecological architects: guidelines for the chilean temperate rainforest management derived from the monito del monte (*Dromiciops gliroides*) conservation. *Revista Chilena de Historia Natural*, **84**, 203–211, 2011.
- [147] Amico, G. C., Rodríguez-Cabal, M. A., Aizen, M. A. Geographic variation in fruit colour is associated with contrasting seed disperser assemblages in a south-andean mistletoe. *Ecography*, **34**, 318–326, 2011.
- [148] Oliver, A. B. Efectos del comportamiento de dispersores en la dinámica de plantas: selección de hábitat y patrones de movimiento del monito del monte (*Dromiciops gliroides*) y sus efectos en la dinámica poblacional de la planta parásita aérea *Tristerix corymbosus*. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional del Comahue, 2017.
- [149] Aizen, M. A. Influences of animal pollination and seed dispersal on winter flowering in a temperate mistletoe. *Ecology*, **84**, 2613–2627, 2003.
- [150] Armesto, J. J., Rozzi, R., Smith-Ramirez, C., Arroyo, M. T. K. Conservation targets in south american temperate forests. *Science*, **282**(5392), 1271–1272, 1998.
- [151] Rodriguez-Cabal, M. A., Amico, G. C., Novaro, A., Aizen, M. A. Population characteristics of *Dromiciops gliroides* an endemic marsupial of the temperate forest of patagonia. *Mammalian Biology*, **73**, 74–76, 2008.
- [152] Ormazábal, C. Plan de acción forestal para Chile. *Informe final. Comisión de medio ambiente. Resultados y propuestas.*, pág. 33, 1992.
- [153] Lara, A., Donoso, C., Aravena, J. C. La conservación del bosque nativo de Chile: problemas y desafíos. *Ecología de Los Bosques Nativos de Chile*, 1996.

- [154] Fontúrbel, F. E., Silva-Rodriguez, E. A., Cárdenas, N. H., Jiménez, J. E. Spatial ecology of monito del monte (*Dromiciops gliroides*) in a fragmented landscape of southern Chile. *Mammalian Biology*, **75**, 1–9, 2009.
- [155] Fontúrbel, F. E., Salazar, D. A. Beyond habitat structure: landscape heterogeneity explains the monito del monte (*Dromiciops gliroides*) occurrence and behavior at habitats dominated by exotic trees. *Integrative Zoology*, **11**, 413–421, 2016.
- [156] Kays, R., Tilak, S., Crofoot, M., Fountain, T., Obando, D., Ortega, A., *et al.* Tracking animal location and activity with an automated radio telemetry system in a tropical rainforest. *The Computer Journal Advance Access*, 2011.
- [157] Boonstra, R., Craine, I. T. M. Natal nest location and small mammal tracking with a spool and line technique. *Canadian Journal of Zoology*, **64**, 1034–1036, 1986.
- [158] White, G. C., Garrot, R. A. Analysis of wildlife radio-tracking data. *Academic Press*, 1990.
- [159] Millspaugh, J. J., Marzluff, J. M. Radio tracking and animal populations. Academic Press, 2001.
- [160] Mishra, M., Potnis, A., Dwivedy, P., Meena, S. K. Software defined radio based receivers using rtl-sdr: A review. *Proceeding International conference on Recent Innovations in Signal Processing and Embedded Systems (RISE-2017)*, **27-29**, 2017.
- [161] SDR-Radio. Software Defined Radio. <http://www.sdr-radio.com/>.
- [162] Javaid, R., Qureshi, R., Enam, R. N. Rssi based node localization using trilateration in wireless sensor network. *Bahria University Journal of Information Communication Technologies*, **8**, 2, 2015.
- [163] Oguejiofor, O. S., Okorogu, V. N., Adewale, A., Osuesu, B. O. Outdoor localization system using rssi measurement of wireless sensor network. *International Journal of Innovative Technology and Exploring Engineering (IJITEE)*, **2**, 2, 2013.
- [164] Rani, K., Saluja, D. A review on design and applications of nyquist filter. *Electronics and Communication*, **02**, 33–37, 2017.
- [165] Mathworks. FIR Nyquist Filter Design. <https://www.mathworks.com/~/dsp/ref/fdesign.nyquist.html/>.

- [166] Bevelacqua, P. Antenna theory. 2009.
- [167] CST. Computer Simulation Technology. <https://www.cst.com>.
- [168] Zollner, P. A., Lima, S. L. Search strategies for landscape-level interpatch movements. *Ecology*, **80**, 1019–1030, 1999.
- [169] Volpert, V., Petrovskii, S. Reaction-diffusion waves in biology. *Physics of Life Reviews*, **6**, 267–310, 2009.

Publicaciones asociadas

1. *Waves of seed propagation induced by delayed animal dispersion.* Laila D. Kazimierski, Marcelo N. Kuperman, Horacio S. Wio y Guillermo Abramson. *Journal of Theoretical Biology*, 2018 Vol. 436, No.7. DOI: 10.1016/j.jtbi.2017.09.030.
2. *The movement of a forager: strategies for the efficient use of resources.* Laila D. Kazimierski, Guillermo Abramson, y Marcelo N. Kuperman *The European Physical Journal B.*, 2016. DOI: 10.1140/epjb/e2016-70241-1.
3. *Factores que modelan el patrón de minación de hojas en el arbusto Azara microphylla.* Laila D. Kazimierski y Alejandro G. Farji-Brener. *Ecología Austral*, 2015, 25:242-249.
4. *Random-walk model to study cycles emerging from the exploration-exploitation trade-off.* Laila D. Kazimierski, Guillermo Abramson, y Marcelo N. Kuperman *Physical Review E*, 2015. DOI: 10.1103/PhysRevE.91.012124.
5. *Informe técnico: Desarrollo de un sistema de monitoreo para rastreo de pequeños animales en el bosque del Llao Llao.* Laila D. Kazimierski, Guillermo Abramson, Karina Laneri, Guillermo Amico, Agustina Balazote, Leonardo Morbidel, Nicolás Catalano, Cristian Roddick and Pablo Constanzo Caso, *Comisión Nacional de Energía Atómica*, 2018.
6. *Informe técnico: Desarrollo de un sistema de estimación de dirección de arribo usando diferencia de fase de señales.* Nicolás Catalano, Cristian Roddick, Pablo Constanzo Caso, Laila D. Kazimierski, Karina Laneri y Guillermo Abramson, *Comisión Nacional de Energía Atómica*, 2018.

Agradecimientos

A mi director, Guillermo Abramson, que tuvo la paciencia y dedicación para enseñarme y guiarme como un excelente maestro. El agradecimiento máximo es a él, que siempre incentivó mi trabajo con entusiasmo, y dijo que sí a cada idea que se me cruzó. A Marcelo Kuperman, mi co-director, que acompañó mi doctorado proponiendo nuevas ideas y proyectos que siempre motivaron mi trabajo. A Damián Zanette, por dedicar su tiempo a revisar mi trabajo. A los integrantes del grupo FiEstIn, que me dieron esta hermosa posibilidad de trabajar con ellos. A Fabi, porque siempre me recibe con una sonrisa.

A mis primeras compañeras de oficina y amigas, María y Meli. Por las charlas de catarsis-apoyo, por todo lo que compartimos juntas adentro y fuera de la oficina, y por convertir este lugar en mi nueva casa. Las quiero mucho. Gracias María, además, por abrirme las puertas de tu casa cuando lo necesité, y por tu valiosa amistad. Y a mis nuevos compañeros de oficina, Alan y Julien. Por los mates. Por bailar. Por trabajar acompañada. A mi amigo Andy, porque desde que nos conocimos no paramos de reírnos. Gracias, genio, por acompañarme así a través de los años. A mis compañeros y amigos del grupo. Gracias por las horas de oficina compartidas, por los paseos de montaña, los after office y los viajes que hicimos juntos. Gracias Andy (de nuevo!), Guada, Caro, Rodo, Pampa, Estefi, Isa y Tavi.

A Karina Laneri, que me apoyó y aconsejó como colega y también como amiga. Por trabajar conmigo, por su entusiasmo y por confiar en mí. A Nico, Cristian, Agus y Julien. Porque gracias a ellos mi último año de doctorado fue una locura. Y porque sin ellos esta tesis tendría un capítulo menos.

Gracias a mi familia y amigas del alma, siempre acompañando mi vida: gracias Vane. Gracias Nay. Gracias Jess. Gracias Cari.

A mis amigas que llegaron en el momento justo: gracias Ani. Gracias Fer. Gracias Beti. Gracias Ale. Gracias Cata. Gracias Sabri. Gracias May. Gracias Caro.

Gracias Damián. Gracias Armando y Sara.

Gracias Ailén.

Y a un montón de gente que no estoy nombrando! Pero no les doy la tesis para leer, y listo.

